Aus dem I. Zoologischen Institut
der Georg-August-Universität Göttingen

Der Einfluß quantengleicher Farblichter auf die Retinomotorik dreier Zapfentypen in der Netzhaut des Guppy (Lebistes reticulatus PETERS)

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität Göttingen

vorgelegt von

Hans-Ludwig Weidemann
aus Waren

Göttingen

1966

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544307_0022

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK
LEIDEN

Aus dem I. Zoologischen Institut
der Georg-August-Universität Göttingen

Der Einfluß quantengleicher Farblichter auf die Retinomotorik dreier Zapfentypen in der Netzhaut des Guppy (Lebistes reticulatus PETERS)

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität Göttingen

vorgelegt von

Hans-Ludwig Weidemann
aus Waren

Göttingen

1966

D 7

Referent: Professor Dr. Georg Birukow
Korreferent: Professor Dr. Peter Ax

Tag der mündlichen Prüfung: 25. Februar 1966

Gliederung

Seite

1. Einleitung 1

2. Die Zapfenstruktur in der Netzhaut des Guppy 3
   2.1. Die verschiedenen Zapfentypen
   2.2. Regionale Unterschiede in der Netzhautstruktur

3. Material und Methode 5
   3.1. Versuchstiere
   3.2. Beleuchtungseinrichtung und Adaptationsbedingungen
   3.3. Histologische Aufarbeitung
   3.4. Meßmethode und statistische Bearbeitung

4. Die Retinomotorik der Zapfen während der Belichtung 12
   4.1. Zapfenbewegungen im roten und violetten Licht
   4.2. Die Hellstellung der Zapfen nach Belichtungen mit verschiedenfarbigen quantengleichen Lichtern

5. Die Wanderung der Zapfen in die Dunkelstellung 17
   5.1. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit rotem Licht (670 nm) 17
   5.2. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit orangefarbigem Licht (594 nm) 22
   5.3. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit gelbem Licht (583 nm) 24
   5.4. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit grünem Licht (521 nm) 26
   5.5. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit blauem Licht (478 nm) 27
   5.6. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit dem weißen Licht der Xenonlampe 29
   5.7. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit schwachem gelben Licht (583 nm) 30

6. Histochemische Untersuchungen 31

7. Diskussion der Ergebnisse 34

8. Zusammenfassung der Ergebnisse 41

9. Literaturverzeichnis 44

1. Einleitung

Nach der Duplizitätstheorie (v. KRIES 1894) sind die Stäbchen Rezeptoren des unbunten Dämmerungssehens, die Zapfen die des Tagessehens und somit Vermittler der Farbempfindungen. Obwohl nach neueren Ergebnissen diese Theorie in einzelnen Punkten modifiziert werden muß (DODT 1962), so darf man die Zapfen auch heute noch als die Träger des Farbensehens betrachten.

Morphologisch unterschiedliche Zapfentypen vor allem in Netzhäuten niederer Wirbeltiere lassen vermuten, daß ihnen die Perzeption jeweils bestimmter Spektralbereiche obliegt. Durch Zusammenwirken der einzelnen farbigen Grunderregungen könnte die Farbmannigfaltigkeit im sichtbaren Teil des Spektrums entstehen, ähnlich wie es die Dreikomponentenlehre von YOUNG und HELMHOLTZ für das Farbensehen des Menschen fordert.

Netzhäute mit verschieden gestalteten Zapfen eignen sich daher besonders zur Untersuchung ihrer spektralen Empfindlichkeit.

> In neuerer Zeit fanden ARDEN (1954) beim Grasfrosch und WATISAKA (1959) beim Ochsenfrosch verschiedene Sehzelltypen; ENGSTRÖM (1958) beobachtete Doppel- und Einzelzapfen in der Vogelretina. WUNDER (1925) hatte schon verschiedene Zapfentypen in den Netzhäuten einiger Knochenfische beschrieben; seitdem fanden folgende Autoren ähnliches in Netzhäuten der verschiedensten Fische: MOORE, POLLOCK und LIMA (1950); LYALL (1956, 1957 a+b); VRABEC (1955); BABURINA (1950, 1955 a+b, 1961); ENGSTRÖM (1960, 1961, 1963) und ENGSTRÖM und AHLBERT (1963).

In der Netzhaut des Guppy (Lebistes reticulatus PETERS) beschrieb MÜLLER (1952) neben den Stäbchen morphologisch verschiedene Zapfentypen. Anknüpfend an seine Befunde wird in der vorliegenden Arbeit versucht, die spektrale Empfindlichkeit dieser Typen zu prüfen.

Der Guppy eignet sich für derartige Untersuchungen besonders, weil der Bau seiner Netzhaut gut bekannt ist; VILTER (1948) beschrieb eine regional verschiedene Dichte der Bipolarzellen; BOGENSCHÜTZ (1961) fand eine Abhängigkeit des Lichtrückenverhaltens von der Retinastruktur. Haltung und Zucht der Versuchs-

tiere bereiten keine Schwierigkeiten.

Als Maß für die spektrale Empfindlichkeit diente die ausgeprägte Retinomotorik der Sehzellen vom Guppy (MÜLIER 1954).

2. Die Zapfenstruktur in der Netzhaut des Guppy

2.1. Die verschiedenen Zapfentypen

In der Netzhaut des Guppy stehen 4 verschieden gestaltete Zapfen in regelmäßiger Anordnung. MÜLLER (1952) bezeichnete sie nach der Entfernung ihrer Ellipsoide von der Membrana limitans externa (M.l.ext.) als Innenzapfen, Mittelzapfen und Außenzapfen. Im histologischen Schnitt (Abb.1) lassen sich diese Zapfentypen neben den Stäbchen gut unterscheiden. In Abb.2 sind die einzelnen Retinaschichten, auf die hinfort Bezug genommen werden kann, bezeichnet.

Die Innenzapfen stehen der M.l.ext. am nächsten; ihre Myoide sind kurz, und die Ellipsoide gedrungen. Sie färben sich mit Azokarmin und Eisenhämatoxylin gleichmäßig an. Die Myoide der Mittelzapfen sind länger, die Ellipsoide schlanker als die der Innenzapfen. Sie färben sich ungleichmäßiger an, oft sind sie am distalen Ende stärker als am proximalen gefärbt.

Die Außenzapfen bestehen aus einem hellen und einem dunklen Partner. Der helle Partner färbt sich mit Eisenhämatoxylin nicht, mit Azokarmin rot; der dunkle besitzt eine Affinität zu Anilinblau und Eisenhämatoxylin. Es gibt aber auch Außenzapfen, deren beide Partner dunkel sind. MÜLLER (1952) bezeichnete die Außenzapfen als konjugierte Zwillinge. Ihre Myoide sind miteinander verwachsen, so daß beide Außenzapfenellipsoide retinomotorisch eine Einheit bilden. Sie werden deshalb in der vorliegenden Arbeit einem Zapfentyp zugerechnet.

Im helladaptierten Auge (Abb.3) erscheinen die Zapfentypen regelmäßig gestaffelt. Die Innenzapfen befinden sich sehr nahe an der M.l.ext., in einem Abstand folgen die Mittelzapfen und schließlich die Ellipsoide der Außenzapfen; die Stäbchenmyoide sind gestreckt. Während der Dunkeladaptation (Abb.4) dehnen sich die Myoide der Zapfen, ihre Ellipsoide entfernen sich von der M.l.ext.; die Stäbchenmyoide kontrahieren sich, und die Stäbchenellipsoide bewegen sich zur M.l.ext. hin.

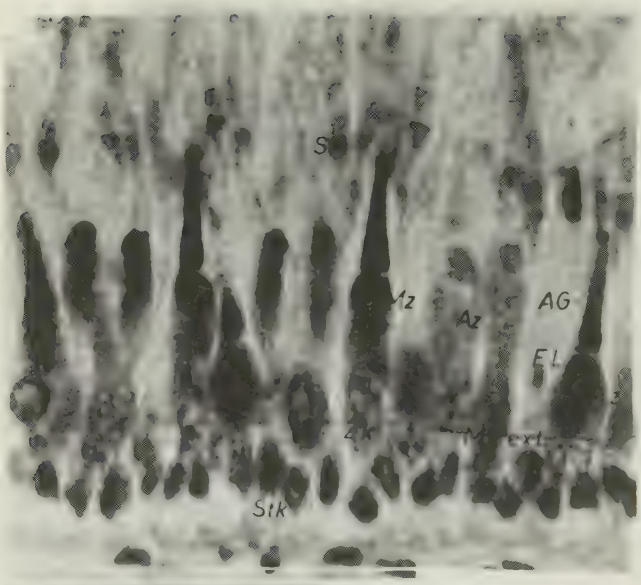


Abb. 1

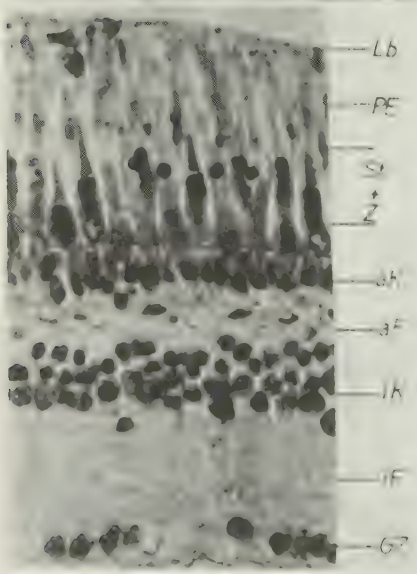


Abb. 2

Abb. 43

Abb. 1: Morphologisch verschiedene Zapfentypen in der Netzhaut des Guppy (entpigmentiert, Eisenhämatoxylin nach HEIDENHEIN; Vergr. 1300:1).

M.l.ext. = Membrana limitans externa
Stk = Stäbchenkerne
Zk = Zapfenkern
AG = Außenglied
EL = Ellipsoid
Iz = Innenzapfen
Mz = Mittelzapfen
Az = Außenzapfen
St = Stäbchen

Abb. 2: Aufbau der Guppynetzhaut (wie Abb. 1; Vergr. 400:1)

Lb = Lamina basalis
PE = Pigmentepithel (entpigmentiert)
St+Z = Stäbchen- und Zapfenschicht
aK = äußere Körnerschicht
aF = äußere Faserschicht
iK = innere Körnerschicht
iF = innere Faserschicht
GZ = Ganglienzellschicht

Abb. 43a: Selektive Färbung der Zapfenaußenglieder einer helladaptierten Retina. Die ebenfalls angefärbten Stäbchenaußenglieder befinden sich im Pigment.

Abb. 43b: Selektive Färbung der Stäbchenaußenglieder einer dunkeladaptierten Retina. Die ebenfalls gefärbten Zapfenaußenglieder befinden sich z. T. im Pigment.

Fixierung: Formol/$CaCl_2$ 1:5
Färbung: Alkohol.-wässerige Lösung von Methylgrün
Differenzierung: Polyäthylenglykol

Abb. 3

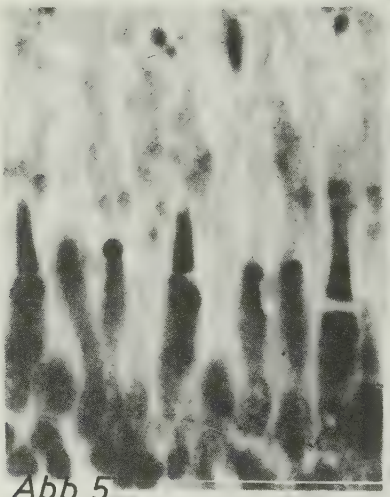


Abb. 4

Abb. 5

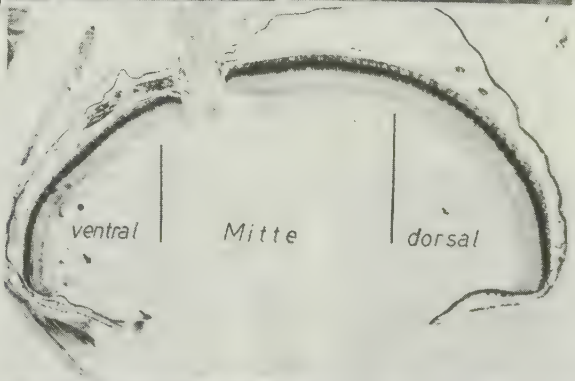


Abb. 6
u.
Abb. 7

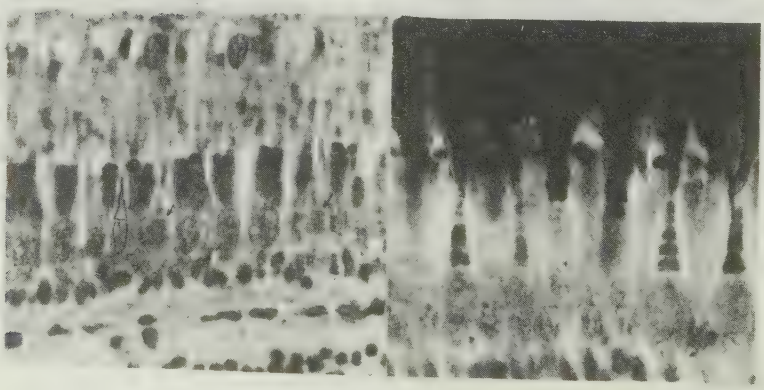


Abb. 3: Entpigmentierter Schnitt einer helladaptierten Guppyretina (Eisenhämatoxylin nach HEIDENHEIN; Vergr. 1300:1).

Abb. 4: Entpigmentierter Schnitt einer dunkeladaptierten Guppyretina (Färbung und Maßstab wie Abb. 3).

Abb. 5: Gesamtansicht eines dorso-ventral geschnittenen Auges aus der Region des Optikusaustritts. Die Linse wurde vor der Paraffineinbettung entfernt (nicht entpigmentiert, Eisenhämatoxylin nach HEIDENHEIN; Vergr. 40:1).

Abb. 6: Zapfen in der ventralen Retina. Neben kleinen Orimenten der Innen- oder Mittelzapfen befinden sich in dieser Region nur Außenzapfen (entpigmentiert, wie Abb. 5; Vergr. 600:1).

Abb. 7: Anordnung der Innen-, Mittel- und Außenzapfen in der mittleren und in der dorsalen Retina (nicht entpigmentiert, sonst wie Abb. 6; Vergr. 800:1).

In einem Kappenschnitt werden die Zapfen quer getroffen; sie erscheinen dann in einem regelmäßigen Mosaik angeordnet. Zwischen zwei Reihen von Außenzapfenzwillingen sind die Mittel- und Innenzapfen alternierend gruppiert. Die Außenzapfen sind so angeordnet, daß nur selten zwei dunkle oder zwei helle Partner benachbart sind (vergl. MÜLLER 1952 und LANG 1965).

Während noch WUNDER (1926) die einzelnen Zapfentypen für verschiedene Entwicklungsstufen hielt, stellte MÜLLER (1952) keine Übergänge zwischen ihnen fest. Er bestätigte auch die Arbeiten von HERTWIG (1915), CORNING (1921) und SPERRY (1943), wonach die Netzhaut nur an ihrem Rande wächst, die Netzhautmitte also die ältesten Zapfen enthalten muß. Beim Guppy sind die Sehzelltypen aber auch in der Retinamitte voll ausgebildet. Jede Sehzelle, die sich am Retinarand entwickelt, ist demnach zu einem bestimmten Typ determiniert.

2.2. Regionale Unterschiede in der Netzhautstruktur

Die Netzhaut des Guppy ist ungleichmäßig aufgebaut. Je nach Schnittrichtung ist die Verteilung der Ganglienzellkerne und der inneren Körner der Zapfen und Stäbchen in dorso-ventral und in nasal-temporal geschnittenen Augen unterschiedlich (MÜLLER 1952). In der dorso-ventralen Richtung stehen die Zapfen in den Randzonen lockerer. Da die Stäbchendichte nicht den Maxima der Zapfendichten folgt, schloß VILTER (1948) auf eine doppelte Area in der Guppyretina. Die Zapfengröße nimmt von der ventralen zur dorsalen Retina zu. Während die Mittel- und Innenzapfen auch dicker werden, verlängern sich die Außenzapfen lediglich. In der ventralen Retina befinden sich bis kurz vor dem Optikusaustritt neben gelegentlichen Orimenten (vergl.Abb.6) der Mittel- oder Innenzapfen nur schmale Außenzapfen. Das vollständige Mosaik entsteht erst kurz vor Austritt des Sehnerven.

3 Material und Methode

3.1. Versuchstiere

Die Guppys stammten aus eigenen Zuchten. Der größte Teil befand sich in einem 130 l fassenden Becken, die übrigen waren auf kleinere verteilt. Stets verwendete ich gleichgroße Tiere; ihre Körperlänge maß vom Oberkiefer zur Schwanzwurzel 14-15 mm. Soweit ich es schon erkennen konnte, benutzte ich nur Weibchen. Die Augengröße korreliert nach MÜLLER (1952) gut mit der Körpergröße, so daß ich die Absolutwerte der Zapfenabstände vergleichen konnte. Die Körperlänge der Tiere bestimmte ich in einer Petrischale, unter deren Boden eine Millimetereinteilung angebracht war. Stichproben ergaben einen Längsdurchmesser des Auges von

1,42 ± 0,11 mm (n=19) bei 14 mm Körperlänge
1,42 ± 0,08 mm (n=22) " 15 mm "
1,46 ± 0,12 mm (n=11) " 16 mm "

3.2. Beleuchtungseinrichtung und Adaptationsbedingungen

Als Lichtquelle diente eine Osram Xenon-Hochdrucklampe vom Typ XBO 162 (heutige Typenbezeichnung: XBO 150 W). Die spektralen Farblichter habe ich mit Doppelbandfiltern Typ. DAL der Fa. Schott und Gen. Mainz hergestellt. Ich benutzte folgende Filter:

λ max.	H.W. in nm
432 nm	15
461 nm	14
478 nm	19
521 nm	18
583 nm	19
594 nm	13
670 nm	21

Mit einem Thermoelement maß ich den Energiegehalt des Lichtes und las ihn in Skalenteilen eines Multiflex-Galvanometers ab. Da ich die Versuchstiere an quantengleiche Farblichter adaptierte, errechnete den erforderlichen Energiegehalt der

einzelnen Spektralbereiche nach der Planckschen Formel $E = h \cdot \nu$. Das weiße Licht der Xenonlampe war energiegleich mit dem grünen Licht von 521 nm; die Beleuchtungsstärke des weißen Lichtes betrug in der Mitte des Versuchsgefäßes 170 lx. Die Energie der übrigen Spektrallichter stellte ich mit Graufiltern ein. Auf abweichende Versuchsbedingungen wird vor der Beschreibung der jeweiligen Versuche eingegangen.

Adaptiert wurden die Tiere in Gefäßen aus Plexiglas; sollte nur die Helladaptation an verschiedene Farblichter untersucht werden, dann verwendete ich Gefäße von 9,5 x 2,5 x 9,0 cm, sonst von 22 x 11 x 15 cm. Die Lichtmessungen bezogen sich auf die Mitte der Küvetten. Während der Belichtung stand das Gefäß hinter einer einseitig mattierten Scheibe; ein mit weißem Filterpapier bespannter, dreiseitig begrenzter Schirm sorgte für eine gleichmäßige Ausleuchtung.

Um irgendwelche Auswirkungen der Tagesrhythmik auf die Retinomotorik zu vermeiden, führte ich die Versuche einer jeden Versuchsreihe stets zur gleichen Tageszeit durch. Helladaptierte Tiere wurden nach erfolgter Belichtung dekapitiert. Zur Dunkeladaptation dienten lichtdichte Behälter; mittels zweier Schläuche entfernte ich nach beendeter Dunkelzeit das Wasser und ersetzte es durch das Fixiermittel.

3.3. Histologische Aufarbeitung

Nach der Hell- oder Dunkeladaptation fixierte ich die Augen eine Stunde mit Formol in der Verdünnung 1:5. Die Vorfixierung geschah im Versuchslicht, bei dunkeladaptierten Tieren im Dunkeln. Um den Einfluß des Wasserstoffionenkonzentration auf die Stellung der Zapfen auszuschließen, habe ich das Formol mit Phosphatpuffer nach SÖRENSEN auf pH 7,0 gepuffert und den eingestellten pH-Wert mit Merck Spezialindikatorpapieren kontrolliert. Damit sich die Schnitte besser anfärben, fixierte ich die Augen anschließend mit Gemischen nach KOLMER, ZENCKER und BOUIN; die Nachfixierung dauerte 10-12 Stunden, davon mindestens 4 Stunden im Dunkeln. Innerhalb der gleichen Versuchsreihen behandelte ich die Tiere immer mit dem gleichen Fixiergemisch nach, stets fixierte ich bei Zimmertemperatur.

Nach der Alkoholreihe bettete ich die Augen über Terpineol in Paraffin ein; im Terpineol entfernte ich die Linse und halbierte die Köpfe. Die Augen schnitt ich in dorso-ventraler Richtung, die Schnittdicke betrug 5-6 µ. Das Netzhautpigment störte bei der Auswertung, ich bleichte es deshalb vor dem Färben mit einer Chlordioxid-Salpetersäurelösung (ROMEIS). Ein dünner Kollodiumüberzug verhinderte das Ablösen der Schnitte vom Objektträger in der Bleichflüssigkeit; er löste sich vor dem Einbetten der Schnitte in DEPEX in einem Äther-Akohol-gemisch. Die Schnitte wurden mit Azan nach HEIDENHEIN, seltener mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHEIN gefärbt. Das Kollodiumhäutchen hatte keinen Einfluß auf die Azanfärbung.

3.4. Meßmethode und statistische Bearbeitung

3.4. 1 Meßmethode

Um die Stellung der Zapfenellipsoide während verschiedener Adaptationsstufen zu bestimmen, schnitt ich jeweils die linken Augen dreier Tiere in dorso-ventraler Richtung. Von jedem Auge wertete ich 3-5 Schnitte aus; sie stammten stets aus der Region des Optikusaustritts. Mit einer im Okular befindlichen Skala maß ich den Abstand der Grenze Ellipsoid-Außenglied zur M.l.ext. (1 Skalenteil = 2 µ). Über ein am Mikroskop befestigtes Mikrophon übertrug ich die Werte auf ein Diktiergerät. Dadurch war eine fortlaufende Betrachtung des Schnittes möglich und eine wiederholte Messung gleicher Zapfen vermieden.

Zu einem Überblick über das retinomotorische Verhalten in der gesamten dorso-ventral geschnittenen Retina reichten Stichproben aus 3-5 Schnitten nicht aus. Stichproben aus vielen hintereinander liegenden Schnitten hätten aber eine stärkere Verschiebung des Meßfeldes in naso-temporaler Richtung bedeutet. Daher versuchte ich in wenigen Schnitten alle Zapfen zu erfassen. Die Zapfengröße nimmt aber in der Retina von ventral nach dorsal zu. Mittelt man die Abstände der Zapfenellipsoide des ganzen Schnittes, so würden die Abweichungen nicht nur individuell bedingt und zufällig, sondern auch durch diese Größenzunahme bedingt sein.

Deshalb unterteilte ich die Netzhaut in drei Bereiche, die ich getrennt auswertete (Abb.5). In der ventralen Retina (Abb.6) befinden sich neben kleinen Zapfenorimenten (Pfeil), die ich bei der Auswertung nicht berücksichtigt habe, nur Außenzapfen. Diese Region erstreckt sich bis kurz vor dem Optikusaustritt, wo erst das vollständige Mosaik ausgebildet ist. Die ventrale und die mittlere Retina lassen sich also morphologisch einwandfrei voneinander abgrenzen. Die Retinamitte schließt sich an die ventrale Retina an; sie läßt sich von der dorsalen nur mehr oder weniger willkürlich abgrenzen. In beiden sind die drei Zapfentypen vollständig vertreten (Abb.7). Die jeweils am ventralen und am dorsalen Rand gelegenen Zuwachszonen habe ich nicht ausgewertet. Innerhalb dieser drei Retinaabschnitte nimmt die Zapfengröße relativ wenig zu; sie wurde vernachlässigt, und ich behandelte die in einer Retinaregion ausgemessenen Zapfen als ein Kollektiv. Die Einteilung des Okularmikrometers war eng genug, um die Abstände in den ganzen Skalenteilen (Skt.) zu messen. Jedes Skt galt als eine Größenklasse.

3.4.2 Statistische Bearbeitung

Prüfen der statistischen Verteilungen

Im allgemeinen sind Messungen im biologischen Bereich normalverteilt. Trotzdem überprüfte ich die Verteilungen der Zapfenabstände, indem ich alle Kollektive im Wahrscheinlichkeitsnetz (WN) testete. Die Ordinate des WN ist nach dem Gauss'schen Fehlerintegral geteilt, die Abzissenteilung war in diesem Falle linear (Selecta 298 1/2 A3). Ergeben die Summenprozente, abgetragen über die Klassenmitten, eine Gerade, so ist das Kollektiv normalverteilt; dieser Test reicht für diese Prüfung völlig aus. Bei der Überprüfung der Verteilungen ergaben sich folgende Möglichkeiten:

1) Die meisten Kollektive waren normalverteilt; die Summenprozente lagen WN auf einer Geraden.
2) Die Kollektive waren leicht asymmetrisch verteilt, die Summenprozente lagen auf einer gekrümmten Linie. Diese Asymmetrie ergibt sich nur selten und unregelmäßig, deshalb wurde sie nicht weiter berücksichtigt.

3) Die Kollektive waren uneinheitlich; es lagen Mischverteilungen vor; die Summenprozente befanden sich auf einer Kurve mit einem oder zwei Wendepunkten. Dies ergab sich nur für Zapfenkollektive, die in ihre Dunkelstellung wanderten. Der gleiche Zapfentyp kann sich demnach in der selben Retinaregion während identischer Adaptationszeit verschieden verhalten. Die Mischverteilungen verdienen besondere Beachtung: Erstens können sie auf einer funktionellen Eigenschaft der Zapfen beruhen; zweitens kann eine Mischverteilung, die aus zwei oder mehreren Teilkollektiven zusammengesetzt ist, nicht mehr mit den Parametern einer Normalverteilung charakterisiert werden.
4) Die Summenprozente ließen sich keinem der drei Fälle zuordnen; die Abstände der Zapfenellipsoide blieben nur auf sehr wenig Klassen beschränkt. Diesen Sonderfall fand ich nur bei den Innenzapfen in der helladaptierten Retina. Sie stehen dann derart gleichmäßig an der M.l.ext., so daß oft 70% und mehr Zapfen der gleichen Größenklasse angehören. Diesen Fall habe ich als normalverteilt angenommen, weil der Mittelwert durch die hohe Besetzung einer Klasse bestimmt wird und die Streuung infolge der geringen Klassenzahl sehr klein ist.

Die Trennung der Mischverteilungen

Eine Mischverteilung kommt dadurch zustande, daß Zapfengruppen, deren Abstände von der M.l.ext. sich in ihrem Mittelwert und in ihrer Streuung unterscheiden, bei der Messung als ein Kollektiv betrachtet werden. Die Werte der Summenprozente werden im WN über den Klassenmitten abgetragen; im Falle einer Mischverteilung liegen sie auf einer Kurve mit einem oder zwei Wendepunkten. Die Werte der Einzelprozente werden im WN über den Klassengrenzen abgetragen. Läge ein normalverteiltes Kollektiv vor, so entstünde die Gauss'sche Glockenkurve, deren aufsteigende und absteigende Kurvenäste durch die Ordinatenteilung zu einer Geraden gestreckt sind; bei einer Mischverteilung entsteht eine zwei- oder mehrgipflige Kurve.

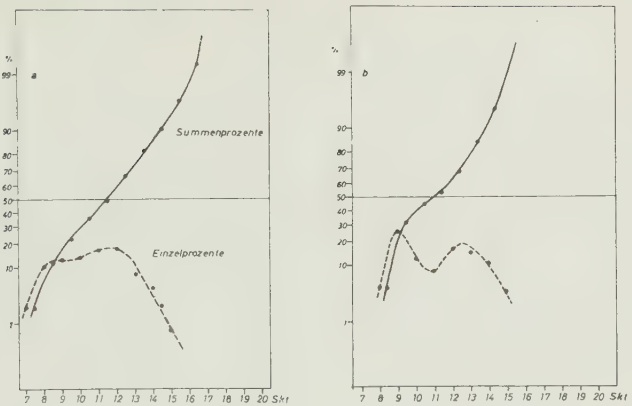
In den Abb.8 a, b und c sind als Beispiel die Ellipoidabstände der Außenzapfen jeweils im linken Auge von drei Tieren als Summenprozent und als Einzelprozentkurve im WN dargestellt. Geprüft wurden hier die Außenzapfen der Retinamitte bei 30 min Dunkeladaptation nach roter Vorbelichtung. Die Summenprozente liegen bei den drei Tieren auf der für ein Mischkollektiv typischen Kurve, die Einzelprozente lassen die zweigipflige Verteilung erkennen; die Mischkollektive enthalten also jeweils zwei Zapfenpopulationen. Zur Auswertung faßte ich die Werte dreier Tiere zusammen und betrachtete sie als ein Kollektiv. Die Summen- und Einzelprozente dieses Kollektivs sind in den Abb.9 a u. b enthalten. Die Summenprozente liegen wieder auf einer Kurve, die Einzelprozente sind wieder zweigipfelig verteilt. Der einlaufende Schenkel dieser zweigipfeligen Kurve entspricht dem einen Ast der ersten Verteilungskurve, der auslaufende dem der zweiten. Zur graphischen Trennung benutzte ich statt des WN ein Häufigkeitsnetz (Selecta 299 1/2 A4), das die untere gestreckte Ordinatenteilung des WN besitzt; aus ihm lassen sich die prozentualen Anteile der einzelnen Größenklassen besser ablesen.

Zur Trennung ergänzte ich die fehlenden Äste beider Teilkollektive; folgende Hilfen standen dafür zur Verfügung:[+)]

1) Ein- und Auslauf jeder Normalverteilung sind zum Mittelwert symmetrisch.
2) Ein- und Auslauf sind zu einer Geraden gestreckt.
3) Die Lage des Wendepunktes in der Summenprozentkurve entspricht der Lage des Schnittpunktes beider fehlenden Äste in der Einzelprozentkurve.
4) Die Mittelwerte beider Zapfengruppen liegen innerhalb der beiden Gipfel in der Einzelprozentkurve.

[+)] DAEVES, K. und A. BECKEL arbeiteten diese Methode ursprünglich zur Überwachung industrieller Prozesse aus. Genauere methodische Anleitungen finden sich bei ROHRBERG, A. Die Anwendung der Wahrscheinlichkeits- und Häufigkeitsnetze, Hrg. Fa. Carl Schleicher & Schüll, Einbeck/Han..

Abb. 8



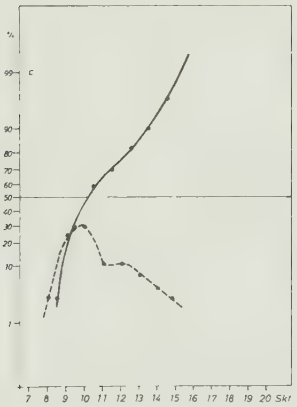
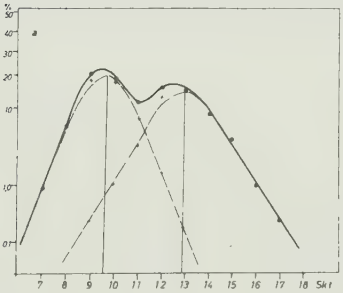


Abb.8 a-c:Summen-u. Einzelprozente von Mischverteilungen jeweils eines Versuchstieres im Wahrscheinlichkeitsnetz.

Abb.9 a-b:Einzel- und Summenprozente aus den Werten dreier Versuchstiere im Häufigkeits- und Wahrscheinlichkeitsnetz.

Abzisse: Abstände der Zapfenellipsoide von der M.l.ext. Ordinatenteilung nach dem GAUSS'schen Fehlerintegral.



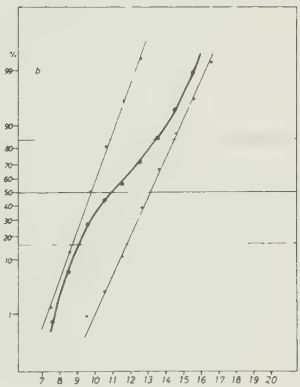


Abb. 9

Die Lage des Mittelwertes und damit die der Symmetrieachse wurde zunächst geschätzt und der fehlende Ast dazu spiegelbildlich ergänzt. Von der Ordinate las ich dann die darauf liegenden prozentualen Anteile der jeweiligen Größenklasse ab und subtrahierte sie von den Anteilen des ursprünglichen Mischkollektivs. Die Differenzen bildeten die prozentualen Anteile des fehlenden Astes in der zweiten Verteilung. Jetzt wurde die graphische Festlegung des Mittelwertes solange korrigiert, bis die Differenzen möglichst gut auf einer Geraden lagen und der Schnittpunkt beider ergänzten Äste der Lage des Wendepunktes entsprach. Damit war die Mischverteilung graphisch getrennt. Aus der Darstellung wurden nunmehr die Anteile beider Verteilungen entnommen und für jede Population die Anzahlen der Zapfen pro Größenklasse errechnet. Die Populationen unterscheiden sich in ihrem Mittelwert und manchmal in ihrer Streuung. Ihre Summenprozente liegen im WN auf einer Geraden, die asymptotisch zum Ein- und Auslauf der Summenprozentkurve des Mischkollektivs verlaufen (vergl. Abb.9b).

Das Mischkollektiv enthält 100% der gemessenen Zapfen, jedes Teilkollektiv nur jeweils einen Teil davon. Im Beispiel der Zapfenverteilungen jeweils eines der drei Versuchstiere (vergl. Abb. 8 a, b und c) kann man zwar die Zweigipfeligkeit deutlich erkennen, jedoch ist die Höhe beider Gipfel, d. h. die prozentualen Anteile der einzelnen Verteilungen im Mischkollektive bei den drei Fischen verschieden; darin liegt eine Unsicherheit. Es läßt sich nicht immer eindeutig beurteilen, weiweit man während der Dunkeladaptation zeitlich aufeinander folgende Kollektive mit gleichen oder verschiedenen Prozentanteilen am Gesamtkollektiv miteinander vergleichen kann.

4. Die Retinomotorik der Zapfen während der Belichtung

4.1. Zapfenbewegungen im roten und violetten Licht

In diesen Versuchen prüfte ich den Einfluß von zwei quantengleichen Farblichtern auf die Zapfenwanderung. Die Versuchstiere blieben vor der Adaptation an rotes (670 nm) und violettes Licht (432 nm) eine Nacht im Dunkeln; nach Belichtungen von 5, 15, 30, 45 und 60 min dekapitierte ich dann jeweils drei Tiere und fixierte sie so, wie im methodischen Teil angegeben. Die Beleuchtungsstärke des weißen Lichtes betrug bei diesen Versuchen 8,5 lx.

4.1.1 Die Kontraktionsgeschwindigkeit nach Beginn der Belichtung

Die Myoide der drei Zapfentypen kontrahieren sich während der Belichtung mit rotem und violettem Licht recht schnell. Zur Messung der von den Zapfenellipsoiden während der ersten 5 min zurückgelegten Strecke setzte ich willkürlich den Weg, den sie in einer Stunde durchwandern gleich 100 und berechnete die Werte in Prozenten davon (Tab.1).

Tabelle 1

Zapfentyp Farbe des Lichtes	Retinaregion	Weg nach 5 min Bel.	In Prozenten des 60 min - Weges
Außenzapfen violett	ventral	6,12 ± 0,39	75,0 %
	Mitte	5,92 ± 0,72	75,4 %
	dorsal	3,87 ± 0,40	44,4 %
rot	ventral	6,54 ± 0,53	88,9 %
	Mitte	4,22 ± 0,85	54,1 %
	dorsal	2,77 ± 0,50	33,4 %
Mittelzapfen violett	Mitte	5,54 ± 1,01	89,0 %
	dorsal	4,32 ± 0,74	68,7 %
rot	Mitte	5,31 ± 1,04	83,1 %
	dorsal	5,30 ± 0,86	74,1 %

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Zapfentyp Farbe des Lichtes	Retinaregion	Weg nach 5 min Bel.	In Prozenten des 60 min - Weges
Innenzapfen			
violett	Mitte	2,75 ± 0,50	71,4 %
	dorsal	3,66 ± 0,67	79,2 %
rot	Mitte	3,16 ± 0,53	89,5 %
	dorsal	4,34 ± 0,66	87,2 %

Wie die Tab. 1 zeigt, kontrahieren sich die Zapfen während der ersten 5 min am stärksten; der gleiche Zapfentyp kann jedoch in verschiedenen Retinaregionen verschieden schnell wandern. So kontrahieren sich die A u ß e n z a p f e n bei violetter Belichtung in der ventralen und in der mittleren Retina schneller als in der dorsalen. Im roten Licht verzögert sich die Wanderung schon in der mittleren Retina; in der dorsalen verläuft sie am langsamsten. Die M i t t e l z a p f e n verhalten sich ebenso; auch sie kontrahieren sich in der dorsalen Netzhaut nicht so stark wie in der mittleren. Die I n n e n z a p f e n wandern in den beiden Retinaregionen etwa gleich schnell; im roten Licht etwas schneller als im violetten. Die sehr rasch ablaufende Helleinstellung der Zapfen während der ersten 5 min Belichtung machte es mir unmöglich, auswertbare Ergebnisse für die Wanderung innerhalb dieser Zeit zu erhalten. Die Messungen nach kürzeren Belichtungszeiten ergaben sehr unterschiedliche Werte, die darauf hindeuteten, daß die Zapfen nicht stetig sondern pendelnd vorwandern.

4.1.2 Der Verlauf der Zapfenbewegungen während längerer Belichtungszeiten

In den Abb. 10, 11 und 12 sind die mittleren Ellipsoidenabstände von der M.l.ext. in Abhängigkeit von der Belichtungszeit dargestellt. die Abweichungen entsprechen dem dreifachen mittleren Fehler des Mittelwertes; je nach Zapfentyp und Retinare-

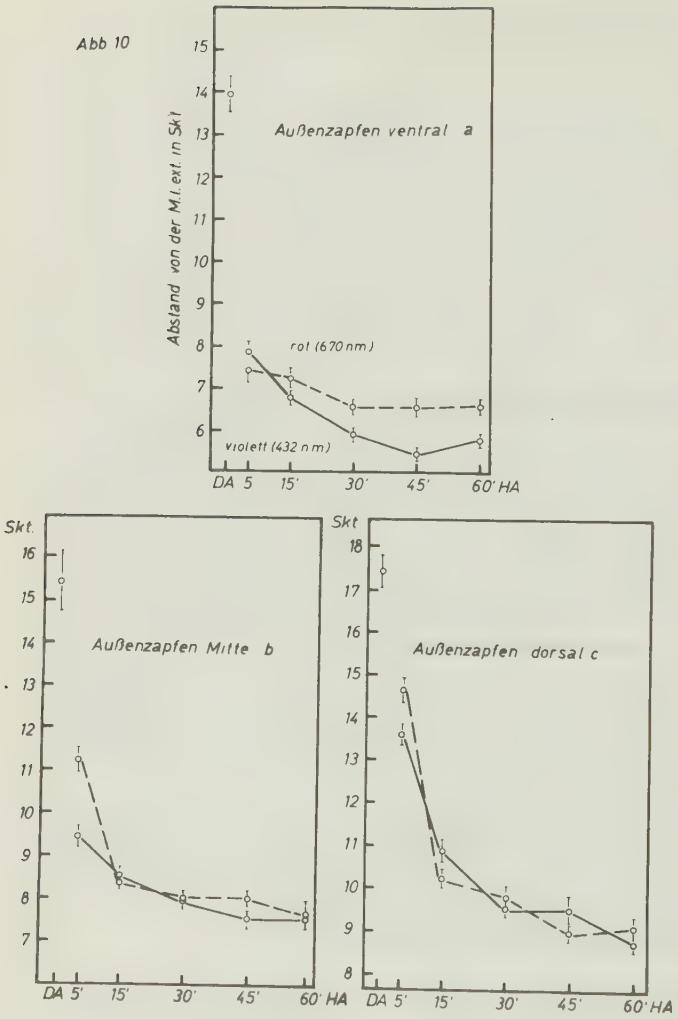


Abb. 10 a-c

Die Hellwanderung der Außenzapfen im roten und violetten Licht. Es wurde der 3-fache mittlere Fehler des Mittelwertes angegeben. Abzisse: Adaptationszeit in min; DA = dunkeladaptiert; HA = helladaptiert.

gion wurde ebenso wie in den weiteren Versuchen jeder Mittelwert aus 500 bis 1500 Einzelmessungen errechnet. Es zeigt sich, daß die Zapfen während der Adaptation an rotes und violettes Licht in verschiedene Hellstellungen wandern; nach 15 min Belichtung verändern sie jedoch den erreichten Abstand nur noch wenig. Die Außenzapfen der ventralen Retina (Abb. 10a) rücken in Violett dichter an die M.l.ext. heran als in Rot; die der mittleren Retina (Abb.10b) verhalten sich in beiden Farblichtern übereinstimmend. Die Zapfen der dorsalen Netzhaut wandern jedoch während der 60 min unregelmäßiger; nach 30 und 60 min sind ihre Wege bei beiden Farben gleich, nach 15 und 45 min sind sie aber im roten Licht stärker als im violetten kontrahiert (Abb.10c). Die Mittelzapfen stehen im Rotlicht stets näher an der M.l.ext. (Abb.11a und b); dies ist in der dorsalen Netzhaut stärker der Fall als in der mittleren. Die Innenzapfen verhalten sich in der Retinamitte ähnlich wie die Außenzapfen; sie sprechen auf beide Farben etwa gleich stark an (Abb.12a); in der dorsalen Retina (Abb. 12b) neigen sie wieder zu einer stärkeren Kontraktion im roten Licht. Ob die unterschiedliche Hellstellung der Zapfen als Kriterium für ihre spektrale Empfindlichkeit gelten kann, muß in weiteren Versuchen geprüft werden.

4.2. Die Hellstellungen der Zapfen nach Belichtungen mit verschiedenfarbigen, quantengleichen Lichtern

Da sich nach den bisherigen Befunden der Abstand der Zapfen von der M.l.ext. nach 15 min nicht mehr wesentlich verändert, genügte es bei diesen Versuchen ihre Stellung nach 30 bzw. 60 min zu messen. Ich behandelte die Fische ebenso wie in den früheren Versuchen und adaptierte sie während 30 min an weiß, blau (461 u. 478 nm), grün (521 nm), gelb (583 nm) und orange (594 nm),sowie bei Farblichtern stärkerer Intensität (weiß=1701x) während 60 min an weiß, sowie 478, 521, 583, 594 und 670 nm.

In der Abb. 13 sind die Hellstellungen der Außen-, Mittel- und Innenzapfen nach 60 min Farbbelichtung höherer Intensität in der mittleren (a) und in der dorsalen Retina (b) dargestellt.

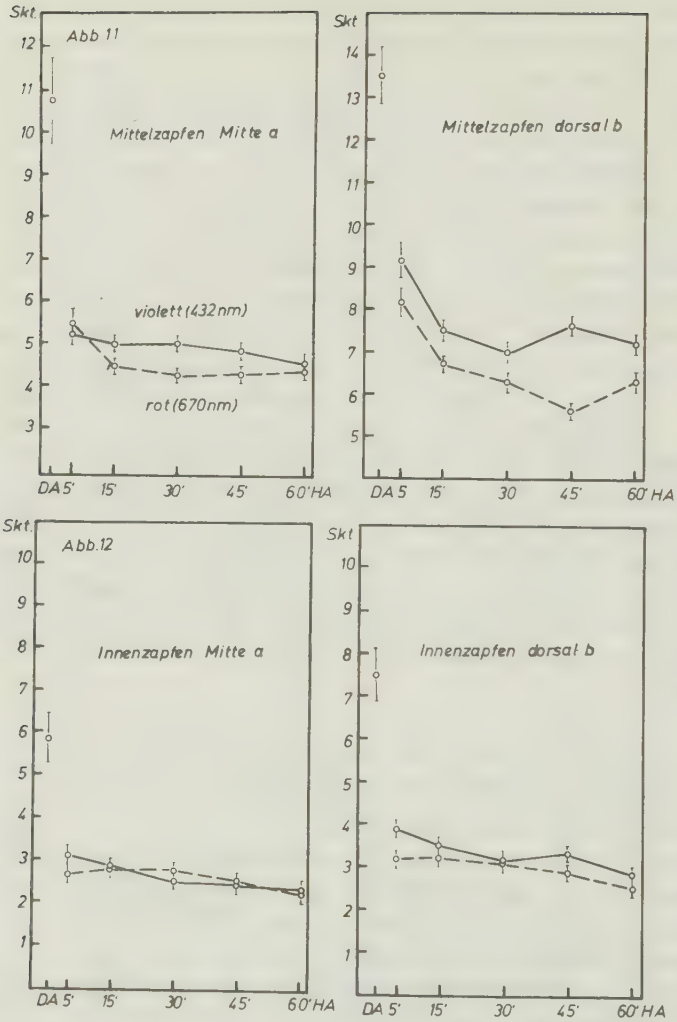


Abb. 11 a und b
Abb. 12 a und b

Die Hellwanderung der Mittel- und Innenzapfen im roten und violetten Licht. (Abzisse und Ordinate wie Abb. 10)

Ihre Abstände von der M.l.ext. sind von der jeweiligen Spektralfarbe abhängig, jedoch unterscheiden sich hierin die drei Zapfentypen nur wenig. Übereinstimmend sind sie in Blau und Orange am schwächsten, in Gelb aber sehr stark kontrahiert; in Rot wandern besonders die Außen- und Mittelzapfen vor, weniger die Innenzapfen. Auffällig ist die abweichende Hellstellung der Außenzapfen in Grün; im Gegensatz zu den Mittel- und Innenzapfen sind sie hier sehr wenig kontrahiert.

Unter schwachen Beleuchtungsverhältnissen verhalten sich die Zapfen in der dorsalen Retina ähnlich (Abb. 14b). In Rot sind besonders die Mittelzapfen, weniger die Außenzapfen und am schwächsten die Innenzapfen vorgewandert. Die abweichende Hellstellung der Außenzapfen in Grün ist noch deutlich, jedoch weniger stark ausgeprägt. In Blau sind hier alle Zapfen stärker kontrahiert. In der Retinamitte (Abb.14a) verhalten sich die drei Zapfentypen auffällig übereinstimmend; die Außenzapfen unterscheiden sich in Grün nicht mehr von den Mittel- und Innenzapfen. Sowohl die Hellstellung in Blau als auch die Stellung der mittleren Außenzapfen in Grün scheint demnach intensitätsabhängig zu sein. Im weißen Licht kontrahieren sich die Zapfen bei beiden Intensitäten ebenfalls verschieden. Ihre Abstände sind in den Abb. 13 und 14 durch kurze waagerechte Linien dargestellt. Während bei 170 lx die Außenzapfen am wenigsten, die Innenzapfen am stärksten vorwandern, ist bei 8,5 lx die Kontraktion der Mittelzapfen minimal, die der Außenzapfen aber maximal.

Regionale Abweichungen sind bei Außenzapfen größer als bei Mittel- und Innenzapfen. In der Abb. 15 a-c sind ihre Hellstellungen in der ventralen (a), mittleren (b) und dorsalen Retina (c) verglichen. Der dorsal so deutliche Unterschied zwischen der starken Kontraktion im gelben und der viel schwächeren Hellstellung im orangefarbenen Licht verringert sich von der dorsalen zur mittleren Retina ebenso wie bei den Mittel- und Innenzapfen (vergl. Abb. 13 und 14). Ventral ist er bei niedriger Intensität nur noch wenig deutlich und verschwindet völlig bei hoher Beleuchtungsstärke. Im grünen Licht kontrahieren sich die Außenzapfen bei schwacher Beleuchtung schon in der Mitte maximal, bei hoher Intensität erst

in der ventralen Retina. Die intensitätsbedingte Hellstellung aller Zapfen in Blau ist auch bei den ventralen Außenzapfen zu erkennen, jedoch fallen ihre geringe Kontraktion im schwachen Rotlicht und ihre stärkere Hellstellung im weißen Licht bei 170 lx auf.

Die stets ausgeprägte Hellstellung der Zapfen nach Gelbbelichtung stellten schon in ähnlichen Untersuchungen HONJO (1935) an Fischen und NOVER (1939) an Kröten fest. Da das spektrale Helligkeitsmaximum vieler Wirbeltiere im gelben Spektralbereich liegt, könnte man den Kontraktionsgrad auf die spektrale Empfindlichkeit der Zapfen beziehen. Jedoch hängt die Hellstellung bei einigen Farblichtern offenbar auch von der Intensität und von der Netzhautregion ab, dabei fällt auf, daß gerade bei hohen Lichtintensitäten alle Zapfen in Blau, und die Außenzapfen in Grün sehr wenig kontrahiert sind. Offenbar entscheidet die spektrale Empfindlichkeit nicht allein über die Zapfenstellung. So können schwache Hellstellungen bei höherer Beleuchtungsstärke auch durch Rückwanderungen vorgetäuscht werden. Die Zapfen stark geblendeter Tiere standen nach eigenen, nicht ausgewerteten Beobachtungen oft nicht in einer maximalen Hellstellung, ebenso spricht die Rückwanderung der Mittelzapfen nach längerer Adaptationszeit im schwachen Rotlicht (vergl. Abb.11b) für diese Annahme. Dann würden alle Zapfen in Blau schneller "ermüden" als in anderen Spektralfarben; die Außenzapfen könnten sich von den beiden anderen Typen lediglich durch eine frühzeitige Retraktion im grünen Licht unterscheiden.

Die Ursache für die regional verschiedenen Hellstellungen könnte in einer ungleichmäßigen Ausleuchtung der einzelnen Retinabezirke liegen. Besonders deutlich zeigen dies die Außenzapfen. Während bei geringer Intensität die Beleuchtung in der dorsalen Retina stark genug ist, um noch eine Rückwanderung bei Grün zu bewirken, reicht dafür die Helligkeit in der Retinamitte nicht mehr aus. Vermutlich ist die Helligkeitseinbuße in der ventralen Retina noch stärker, denn bei hoher Beleuchtungsstärke unterbleibt hier erst die Rückwanderung der Außenzapfen in Grün.

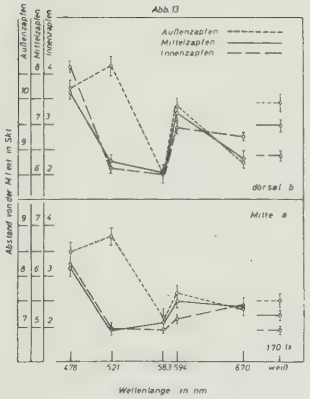


Abb. 13

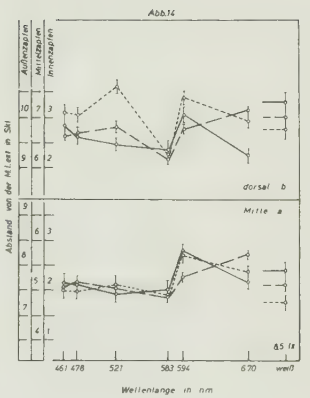


Abb. 14

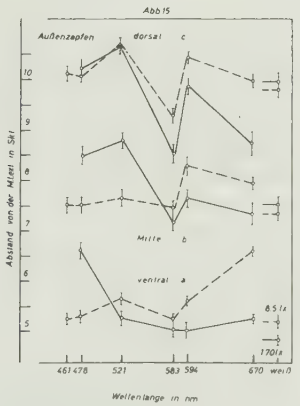


Abb. 15

Abb. 13 : Abstände der Zapfenellipsoide von der M.l.ext. nach 60 min Farbbelichtung (weiß = 170 lx).

Abb. 14 : Abstände der Zapfenellipsoide von der M.l.ext. nach 30 min Farbbelichtung (weiß = 8,5 lx).

Abb. 15 : Abstände der Außenzapfenellipsoide nach Farbbelichtungen beider Intensitäten. Die parallel zur Abzisse verlaufenden kurzen Linien in den Abb. 13-15 veranschaulichen die Stellung der Zapfen im energiegleichen weißen Licht.

Daraus würde sich auch die geringe Hellstellung der ventralen Außenzapfen im schwachen Rotlicht und vielleicht im Orange erklären; die Intensität reicht hier für eine vollständige Hellstellung nicht aus. Bei höherer Intensität sind sie maximal kontrahiert, und erst bei einer noch größeren Helligkeit wäre eine Rückwanderung zu erwarten.

Allerdings braucht die ungleichmäßige Beleuchtung der Netzhaut nicht der einzige Grund für die abweichenden Hellstellungen zu sein; denn nach diesen Überlegungen wäre für die ventralen Außenzapfen in Grün eine frühere Rückwanderung zu erwarten als in Blau. Vielleicht unterscheiden sich die ventralen Zapfen etwas von denen der übrigen Bezirke, da sie kleiner und weniger anfärbbar sind; LANG (1965) fand hier außerdem häufiger zwei dunkle Außenzapfenpartner. Eine unterschiedliche spektrale Absorption der Augenmedien bei schrägem Lichteinfall läßt sich ebenfalls nicht ganz ausschließen.

5. Die Wanderung der Zapfen in die Dunkelstellung

Die Retinomotorik der einzelnen Zapfentypen während der Belichtung mit farbigen Lichtern ergab keinen sicheren Anhaltspunkt für ihre funktionellen Unterschiede. Die erste Phase der Hellwanderung ließ sich allerdings nicht verfolgen, da sie sehr schnell verläuft. Nach längeren Belichtungszeiten verändern die Zapfen ihren Abstand von der M.l.ext. nur noch wenig. Farbspezifische Wirkungen des Lichtes in der ersten Phase können unter Umständen verborgen bleiben; die erheblich langsamer verlaufende Dunkeladaptation eignet sich dafür besser.

In den folgenden Versuchen adaptierte ich die Fische während 60 min an quantengleiche Farblichter, fixierte sie sofort danach sowie nach 5, 15, 30, 60 und 90 min Dunkelaufenthalt. Die Beleuchtungsstärke betrug für das weiße Licht der Xenonlampe in der Mitte der Küvette 170 lx.

5.1. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit rotem Licht

Außenzapfen:

Die Außenzapfen verhalten sich während der Dunkeladaptation

(DA) nach einstündiger Belichtung mit rotem Licht (670 nm) je nach der Retinaregion verschieden. Die Kurven I-III der Abb.16 sind nach Mittelwerten aller gemessenen Zapfen je Retinaregion und Adaptationszeit aufgestellt. Sie zeigen, daß Phasen größerer Wandergeschwindigkeit mit solchen geringerer Geschwindigkeit bzw. Ruhe abwechseln können. Die Außenzapfen der ventralen Retina (Az_v) (I) scheinen während der 90 min kontinuierlich in die Dunkelstellung zu wandern. Die Außenzapfen der Retinamitte (Az_m) (III) ebenso wie die der dorsalen Retina (Az_d) (III) strecken sich während der ersten 15 min, die Az_m vermindern danach ihr Vorwandern bis zur 30. min während die Az_d stehen bleiben. Von der 30. bis zur 60. min wandern wieder beide mit annähernd gleicher Geschwindigkeit; von der 60. bis zur 90. min wandern die Az_d noch weiter vor, die Az_m aber gehen zurück. Jeder Mittelwert der Abb. 16 stammt aus einem Zapfenkollektiv. Beim Prüfen der Verteilung eines jeden Kollektivs zeigten sich Mischverteilungen. Die Zapfen der gleichen Retinaregion können demnach ungleichmäßig wandern.

Ventrale Retina (Az_v): Die Blockdiagramme in Abb.18a stellen prozentuale Verteilungen der Ellipsoidabstände von der M.l.ext. dar; die danebenstehenden Geraden sind die Verbindungslinien zwischen den Summenprozenten im Wahrscheinlichkeitsnetz. Auf den Abzissen befinden sich die Entfernungen der Ellipsoide in Skt.

Demnach sind die Zapfenabstände bis zur 30. min normalverteilt, die Zapfen strecken sich mit abnehmender Wandergeschwindigkeit (vergl. auch Abb.18b). Nach der 60. min liegen die Summenprozente auf einer Kurve mit einem ausgeprägten Wendepunkt; es handelt sich um ein Mischkollektiv, dessen zweiter Gipfel im Blockdiagramm verdeckt ist. Es ließen sich nach der 60. und nach der 90. min jeweils zwei Zapfengruppen trennen. Die Kurve in der Abb.18b spaltet sich also nach der 30. min auf, demnach vermindert die eine Zapfenpopulation bis zur 90. min ihre Geschwindigkeit, die andere Gruppe streckt sich zwischen der 30. und 60. min intensiver. Die prozentualen Anteile beider Populationen stimmen nicht überein, es wäre

Die Dunkelwanderung der Zapfen nach einstündiger Vorbelichtung mit rotem Licht (670 nm) (Abb. 16 - 24).

Abb. 16 und Abb. 17

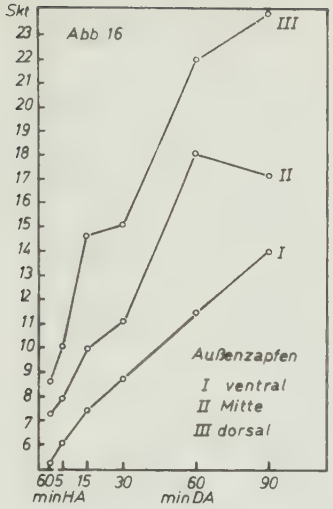
Die Dunkelwanderung der Außen- und Mittelzapfen, dargestellt an Hand der gemittelten Gesamtkollektive. Abzisse: Dunkeladaptation in min
Ordinate: Entfernung der Ellipsoide von der M.l.ext. in Skalenteilen. HA = helladaptiert; DA = dunkeladaptiert.

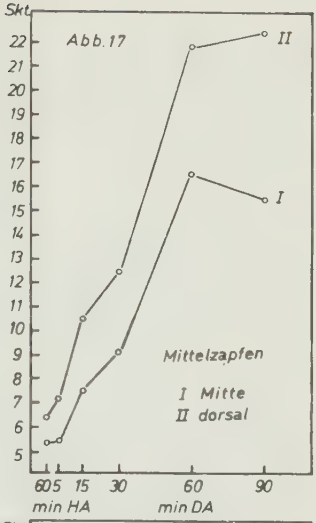
Abb. 18a

Abstände der Außenzapfenellipsoide in der ventralen Retina während der Dunkelwanderung: Prozentuale Verteilungsdiagramme und Darstellung der Summenprozente im Wahrscheinlichkeitsnetz;
linke Ordinate: Prozentuale Anteile der einzelnen Größenklassen
rechte Ordinate: Summenprozente im Wahrscheinlichkeitsnetz
Abzisse: Abstände der Ellipsoide von der M.l.ext. in Skalenteilen

Abb. 18b

Dehnungsverlauf der ventralen Außenzapfen.
Die Prozentzahlen geben die Anteile der Teilkollektive vom Gesamtkollektiv wieder. Abweichungen werden als dreifacher mittlerer Fehler des Mittelwertes wiedergegeben.
Abzisse und Ordinate wie Abb. 16 und Abb. 17.


Skt
Abb 16
III
II
I
Außenzapfen
I ventral
II Mitte
III dorsal
60 5 15 30 60 90
min HA
min DA


Skt
Abb.17
II
I
Mittelzapfen
I Mitte
II dorsal
60 5 15 30 60 90
min HA
min DA

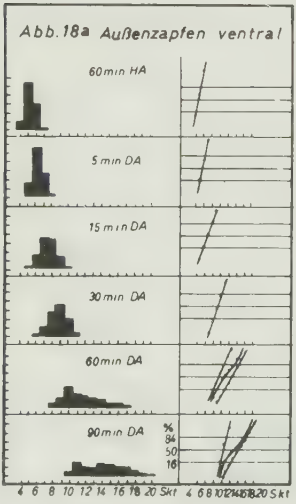
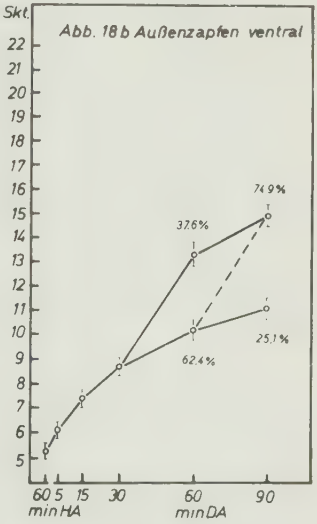


Abb.18a Außenzapfen ventral
60 min HA
5 min DA
15 min DA
30 min DA
60 min DA
90 min DA
%
Skt


Skt
Abb. 18b Außenzapfen ventral
74.9%
37.6%
25.1%
62.4%
60 5 15 30 60 90
min HA
min DA

demnach möglich, daß nach der 60. min eine dritte Zapfengruppe vorliegt, ich habe sie in der Abb.18b mit einer gestrichelten Linie angedeutet. Die prozentualen Anteile der Teilkollektive vom Gesamtkollektiv sind nicht statistisch zu sichern. Die auch in den folgenden Kurven angeführten Prozentzahlen gelten deshalb nur für die von mir gemessenen Werte.

Mittlere Retina (Az_m): Die Dunkelwanderung der verschiedenen Außenzapfenkollektive in der Retinamitte unterscheidet sich auffällig; die komplizierten Verhältnisse sind in den Abb.19a und b dargestellt. Aus den Blockdiagrammen und den Summenprozentgeraden (Abb.19a) ergibt sich, daß alle Außenzapfen während der ersten 15 min vorwandern, sich jedoch nach der 30. min zwei, nach der 60. und 90. min jeweils drei Kollektive abtrennen lassen. Die verminderte Streckung der Az_m nach der 15. min (vergl. Abb.16 II) erweist sich jetzt als Folge des aus zwei Zapfenpopulationen gebildeten Mittelwertes, wobei eine Population mit etwa der Hälfte der gemessenen Zapfen bis zur 30. min sistiert, die andere aber unverändert weiterwandert (Abb.19b). Beide Zapfengruppen verhalten sich also während dieser Zeit grundsätzlich verschieden. Im Verlauf der weiteren DA vergrößert sich die Variabilität der Zapfen bei der Dunkelwanderung, denn beide Populationen können sich von der 30. bis zur 60. min wiederum in verschieden schnell wandernde Kollektive spalten. Nach der 60. min strecken sich alle Zapfengruppen kaum noch weiter; entweder kontrahieren sich die Myoide wieder, oder sie dehnen sich nur noch sehr geringfügig.

Dorsale Retina (Az_d): Die Verteilungen der Kollektive der Az_d sind in Abb.20a, der Wanderverlauf in Abb.20b dargestellt. Er ähnelt einer Population der Az_m (vergl. Abb.19b Pop.I), denn zwischen der 15. und der 30. min wandert das gesamte noch einheitliche Zapfenkollektiv nicht. Erst nach der 60. min liegt ein zwei-, nach der 90. min ein dreigipfliges Mischkollektiv vor. Nach der 30. min ergeben sich also zwei Wandergeschwindigkeiten, und nach der 90. min strecken sich die meisten Zapfen kaum noch; allerdings wird jetzt die Wanderung der insgesamt drei Populationen unübersichtlich.

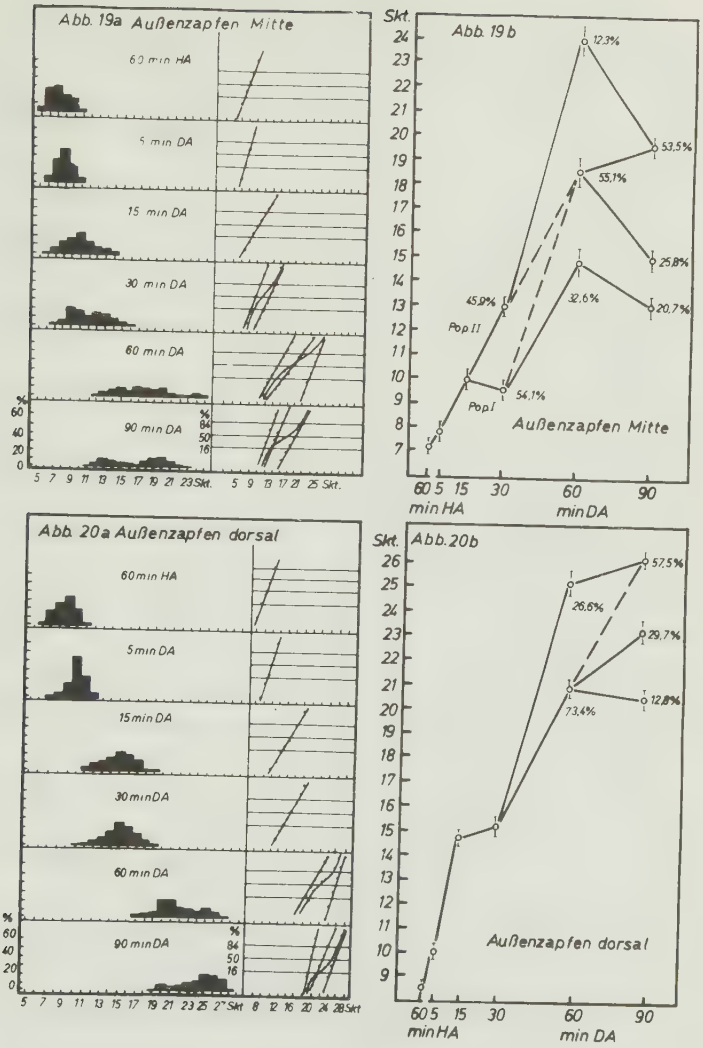


Abb. 19a und 20a : Abstände der Außenzapfenellipsoide in der mittleren und dorsalen Retina als Verteilungsdiagramme und Summenprozente dargestellt (Ordinaten und Abzisse wie Abb. 18a).

Abb. 19b und 20b : Dehnungsablauf der mittleren und dorsalen Außenzapfen (Ordinate und Abzisse wie Abb.16 u.17).

Aus dieser Vielfalt der Wandermöglichkeiten lassen sich drei verschiedene Wandertypen erkennen:

1) Zapfen, die sich von der 15. bis zur 30. min nicht strecken,
2) Zapfen, die während dieser Zeit ihre Bewegungen fortsetzen,
3) Zapfen, die bis zur 90. min ihre Wandergeschwindigkeit allmählich vermindern.

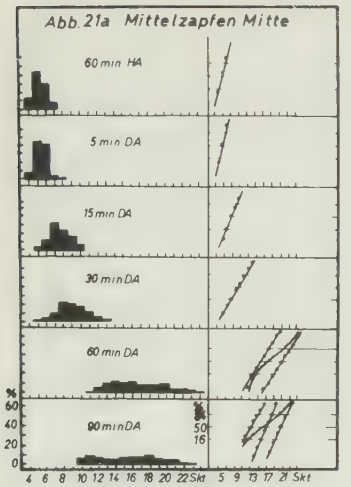
Dem ersten Typ gehören etwa die Hälfte der Außenzapfen in der Retinamitte und alle Außenzapfen der dorsalen Netzhaut an; zum zweiten gehört eine Gruppe der ventralen und etwa die andere Hälfte der Außenzapfen in der mittleren Retina an; dem dritten Typ entsprechen die übrigen ventralen Außenzapfen.

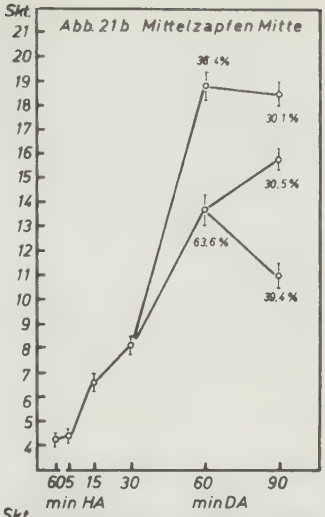
Mittelzapfen:

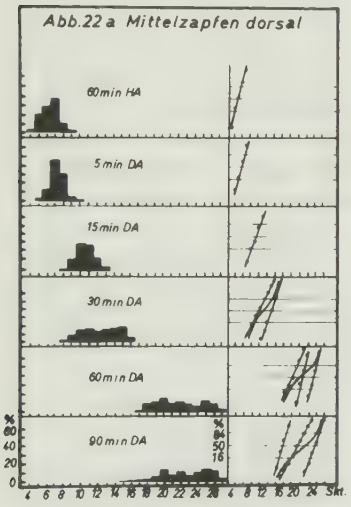
Betrachtet man den Wanderverlauf der Mittelzapfen in der mittleren (Mz_m) und in der dorsalen Retina (Mz_d) an Hand der gemittelten Werte der Gesamtkollektive, so erinnert er an den der mittleren Außenzapfen (vergl.Abb.16 II und Abb.17 Iu.II). In beiden Regionen vermindern sie zwischen der 15. und der 30. min lediglich ihre Geschwindigkeit, ohne eine Ruhepause einzulegen, außerdem unterbrechen auch sie nach der 60. min ihre Dunkelwanderung. Die Mz_m verhalten sich während der ersten Dunkelphase abweichend, ihre Myoide beginnen sich nicht sofort nach beendeter Belichtung zu strecken sondern verharren bis zur 5. min in der Hellstellung. Aus der Analyse der Gesamtkollektive ergibt sich jetzt folgender Wanderverlauf:

Mittlere Retina (Mz_m): Die Mz_m strecken sich bis zur 30. min innerhalb einer einheitlichen Population (Abb.21a und b); die in Abb. 17 I sichtbare Streckungsminderung zwischen der 15. und der 30. min ist demnach auch nicht auf die Ruhepause einer Gruppe zurückzuführen. Nach der 60. min zeigt sich ein Zapfenkollektiv mit zwei Gipfeln, nach der 90. min ein solches mit drei. Zwei Populationen der Mz_m strecken sich also nach der 30. bis zur 60. min mit verschiedenen Geschwindigkeiten; nach der 60. min verharrt dann eine Zapfengruppe in ihrer erreichten Stellung, eine andere kontrahiert sich und eine dritte wandert mit geringerer Geschwindigkeit weiter.

Dorsale Retina (Mz_d): Die Mz_d strecken sich wie die Az_m nur während der ersten 15 min als einheitliche Population







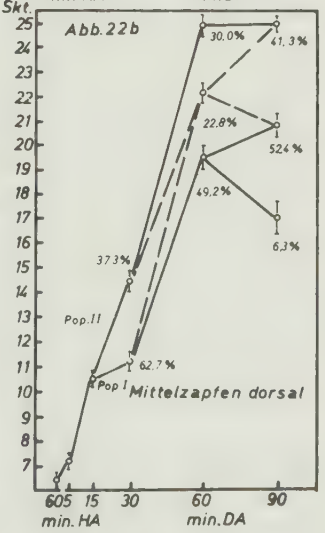


Abb. 21a und 22a : Abstände der Mittelzapfenellipsoide in der mittleren und dorsalen Retina als Verteilungsdiagramme und Summenprozente dargestellt (Ordinaten und Abzisse wie Abb. 18a).

Abb. 21b und 22b : Dehnungsablauf der mittleren und dorsalen Mittelzapfen (Ordinate und Abzisse wie Abb.16 u.17).

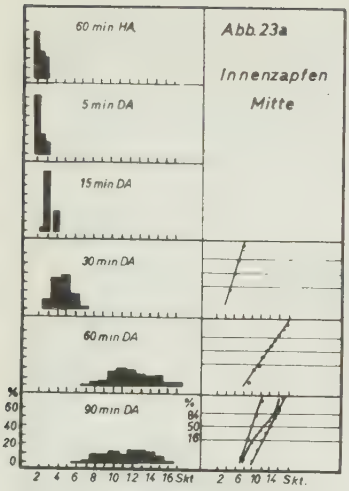
(Abb.22a und b); nach der 30. min entstehen in der dorsalen Retina zwei, nach 60 und 90 min jeweils drei Teilkollektive. Die Mz_d strecken sich schon während der ersten 5 min; nach der 15. min wandert nur eine Zapfengruppe, während die andere zur gleichen Zeit ruht. Beide Populationen können wieder jeweils zwei verschieden schnell wandernde Kollektive enthalten; nach 60 min sind wieder Stillstände, Kontraktionen und geringfügige Wanderungen möglich. Damit ähnelt der Wanderverlauf dem der Az_m.

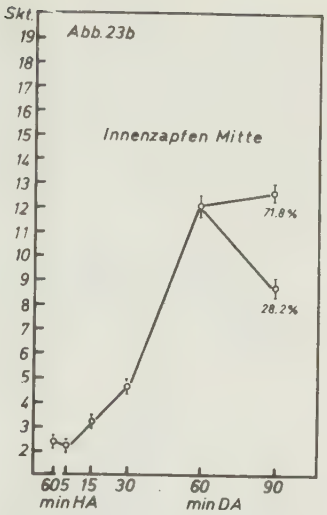
Die Mittelzapfen strecken sich während ihrer DA ähnlich wie die Außenzapfen; auch sie können während der 15. und der 30. min weiterwandern (Mz_m, Abb.21b und Mz_d; Pop.II, Abb.22b) oder stehenbleiben (Mz_d; Pop.I, Abb.22b).

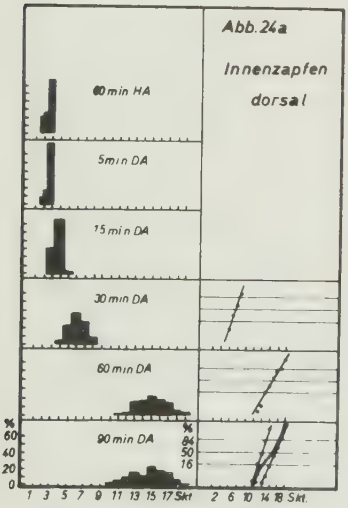
Innenzapfen:
Mittlere und dorsale Retina (Iz_m; Iz_d): Die Innenzapfenkollektive beider Netzhautregionen gehen erst nach der 90. min in eine Verteilung mit zwei Gipfeln über (Abb.23a u. 24a), deshalb erübrigt sich hier eine Mittelwertskurve. Sie bewegen sich wie die Mz_m, jedoch in geschlossener Formation in die Dunkelstellung, denn während der ersten Dunkelheit stehen die Innenzapfen noch so gleichmäßig zur M.l.ext., daß der überwiegende Teil einer Klassengröße angehört. Ihr Wanderverlauf ist in beiden Netzhautabschnitten der gleiche (Abb.23b u. 24b). Die Zapfen dehnen sich erst nach der 5. min und unterbrechen ihre Wanderung erst nach der 60. min. Durch die Bildung zweier Teilkollektive ruht nach der 60. min eine größere Population, während sich eine kleinere kontrahiert.

Vergleich der Ruhe- und Wanderphasen nach Vorbelichtung mit Rotlicht

Die Dunkelwanderung der Zapfen ist durch Geschwindigkeitsänderungen, sowie durch Ruhe- und Kontraktionsphasen gekennzeichnet. Ihre Wanderungen können während der DA zu drei verschiedenen Zeiten unterbrochen werden, nämlich bis 5 min DA, zwischen 15 und 30 min DA und zwischen 60 und 90 min DA. Die Ruhephase zwischen der 60. und der 90. min ist wohl nicht durch eine maximale Dehnung der Myoide bedingt, zumal Teilkollektive, die in einer geringeren Entfernung von der M.l.ext.







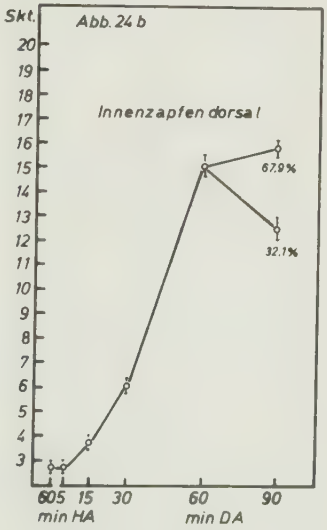


Abb. 23a und 24a : Abstände der Innenzapfenellipsoide in der mittleren und dorsalen Retina als Verteilungsdiagramme und Summenprozente dargestellt (Ordinaten und Abzisse wie Abb. 18a).

Abb. 23b und 24b : Dehnungsablauf der mittleren und dorsalen Innenzapfen (Ordinate und Abzisse wie Abb. 16 u.17).

stehen, ebenfalls ihre Wanderung einstellen oder sich kontrahieren können; fraglich scheint mir dies jedoch bei den Az_v. In der Tab.2 sind die drei möglichen Ruhephasen bzw. Kontraktionsphasen den einzelnen Populationen zugeordnet; es ergibt sich jedoch daraus kein Zusammenhang zwischen einem Wandertypus und einer Zapfensorte oder einer Retinaregion.

Tabelle 2

Population	bis 5 min	15 bis 30 min	60 bis 90 min
Außenz. ventral	-	-	(+)
Außenz. Mitte Pop.I	-	+	+
Außenz. dorsal	-	+	+
Mittelz. dorsal Pop.I	-	+	+
Außenz. Mitte Pop.II	-	-	+
Mittelz. dorsal Pop.II	-	-	+
Mittelz. Mitte	+	-	+
Innenz. Mitte	+	-	+
Innenz. dorsal	+	-	+

\+ = Ruhe- oder Kontraktionsphase

\- = Dehnungsphase

5.2. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit orangefarbigem Licht (594 nm)

Außenzapfen

Ventrale, mittlere und dorsale Retina: Die Dunkelwanderung der Außenzapfen verläuft nach orangefarbiger Vorbelichtung einheitlicher als nach Rotlicht. Der Wanderverlauf der Az_v und der Az_d ist ähnlich (Abb.25a u. c). Sie verbleiben

bis zur 30. min in ihrer Hellstellung und dehnen sich dann bis zur 90. min ohne Unterbrechung. Die Verteilungen ihrer Abstände sind stets eingipflig; es entstehen während der DA keine Mischverteilungen. Die Az_m (Abb.25b) stehen nach der 30. min ebenfalls in ihrer Hellstellung; sie strecken sich jedoch während der ersten 5 min und kontrahieren sich bis zum Beginn der Dehnungsphase wieder. Nach der 60. und der 90. min sind die Az_m jeweils zweigipflig verteilt; demnach wandern sie nach der 30. min in zwei Populationen, die sich aber nur in ihrem Dehnungsgrad zwischen der 30. und der 60. min unterscheiden.

Mittelzapfen

Mittlere und dorsale Retina: Die Mittelzapfen beginnen ebenso wie die Außenzapfen ihre Dehnungsphase erst nach der 30. min (Abb.26a u. b). Die Mz_m strecken sich zuerst wieder etwas und gehen dann bis zur 30. min in ihre Hellstellung zurück. Ebenso wie bei den Az_m liegen nach der 60. und der 90. min zwei Teilkollektive vor, wobei die Dehnungsgeschwindigkeit beider Populationen wieder verschieden ist. Während die Az_m jedoch nach der 60. min ihre Streckung etwas vermindern, entfernen sich die Ellipsoide der Mz_m nach dieser Zeit nur noch sehr geringfügig von der M.l.ext.. Die Mz_d beginnen ebenfalls mit einer geringen Dehnung, sie kontrahieren sich jedoch danach wieder stärker, so daß sie nach der 30. min näher an der M.l.ext. stehen als in der Hellstellung. An ihre einzige größere Streckungsphase zwischen der 30. und der 60. min schließt bis zur 90. min eine Zeit völliger Wanderruhe. Während der 90 min DA waren ihre Abstände stets eingipflig verteilt.

Innenzapfen

Mittlere und dorsale Retina: Die Innenzapfen strecken sich ebenso wie die Außen- und Mittelzapfen erst nach der 30. min. Die Iz_m (Abb. 27a) wandern während der 60 min einheitlich und lassen erst nach der 90. min zwei Teilkollektive erkennen. Demnach dehnt sich die eine Zapfengruppe nach der 60. min nicht mehr, während die andere weiterwandert. Die Iz_d (Abb. 27b) bewegen sich wieder bis zur 90. min in einer Population; nach

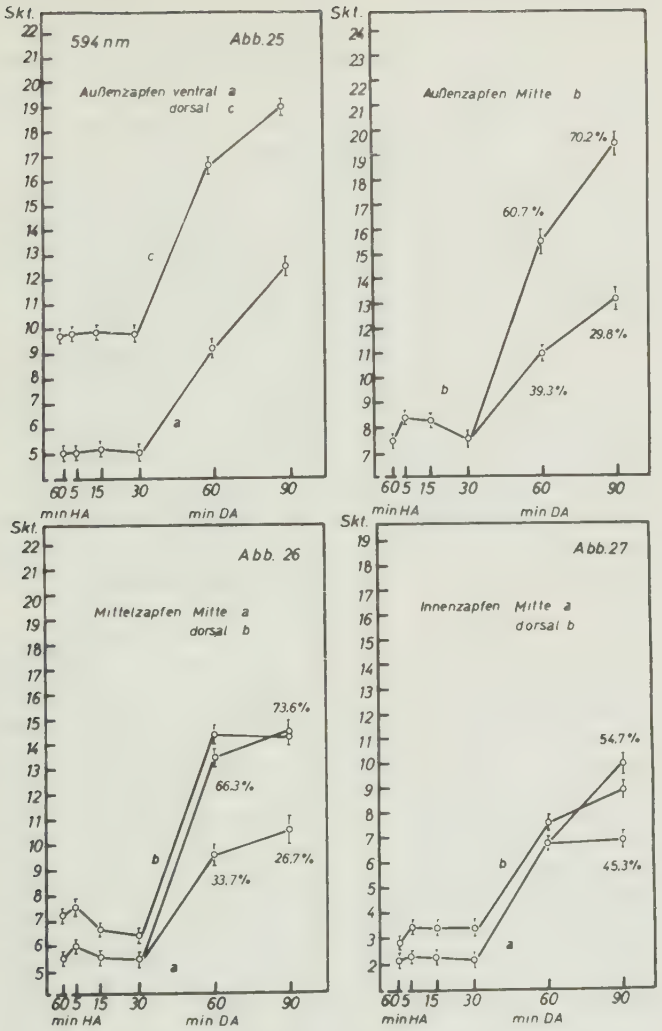


Abb. 25-27: Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit orangefarbigem Licht (594 nm). Abzisse: Dunkeladaptation (DA) in min nach 60 min Helladaptation (HA).
Ordinate: Abstände der Zapfenellipsoide von der M.l.ext. in Skt..

einer kurzen Anfangsdehnung strecken sie sich erst nach der 30. min und wandern zwischen der 60. und der 90. min mit verminderter Geschwindigkeit weiter.

Vergleich der Ruhe- und Wanderphasen nach Vorbelichtung mit orangefarbigem Licht

Die Dunkelwanderung verläuft nach Helladaption in Orange anders als nach Rot. Die Zapfen verhalten sich ähnlich; Teilkollektive entstehen nur in der Retinamitte. Während folgender DA Zeiten braucht keine Zapfenwanderung stattzufinden: 1) bis 5 min, 2) zwischen 5 und 15 min, 3) zwischen 15 und 30 min und zwischen 60 und 90 min.
Während im Verlauf der Dunkelwanderung nach roter Vorbelichtung maximal drei Ruhephasen auftraten, kommt hier noch eine weitere hinzu. Dafür wandern die Zapfen häufiger zwischen der 60. und der 90. min; jedoch kontrahieren sie sich in dieser Zeit niemals. In der Tab.3 sind die Wandertypen wieder an Hand der Ruhephasen (+) in den verschiedenen Zeitabschnitten der DA zusammengefaßt.

Tabelle 3

Zapfentyp Retinaregion	bis 5 min	5 bis 15 min	15 bis 30 min	60 bis 90 min
Außenzapfen ventr.	+	+	+	-
Außenz. dorsal	+	+	+	-
Außenz. Mitte	-	+	+	-
Innenz. dorsal	-	+	+	-
Innenz. Mitte	+	+	+	±(50%)
Mittelz. Mitte	-	+	+	+
Mittelz. dorsal	-	+	+	+

5.3. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit gelbem Licht (583 nm)

Außenzapfen

Ventrale, mittlere und dorsale Retina: Nach gelber Vorbelichtung wandern die Zapfen wiederum mit einem typischen Wechsel

von Ruhe- und Wanderphasen in die Dunkelstellung. Die Az_v (Abb.28a) verbleiben bis zur 15. min nahezu in ihrer Hellstellung, entfernen sich dann in der ersten Streckungsphase zwischen der 15. und der 30. min sehr schnell von der M.l.ext., unterbrechen wieder ihre Wanderung und strecken sich abermals nach der 60. min. Ebenso wie die Az_v dehnen sich auch die Az_d (Abb.28c) innerhalb einheitlicher Kollektive. Ihr Wanderverlauf ist dem der Az_v sehr ähnlich; jedoch beantworten sie das Ende der Belichtung mit einer kurzzeitigen Dehnung. Die Az_m unterbrechen ebenfalls ihren Dehnungsablauf zwischen der 5. und der 15. min und zwischen der 30. und der 60. min; sie wandern jedoch nicht in einheitlichen Kollektiven (Abb.28b). Die Prüfung der Verteilungen im Wahrscheinlichkeitsnetz ergaben nach der 30. und der 60. min zwei, nach der 90. min drei Teilkollektive; ihre Trennung ergibt aber keine wesentliche Änderung des Wanderbildes. Wie nach Orange unterscheiden sich beide Populationen in der Stärke ihrer Dehnung; sie bewegen sich jedoch nach der Ruhephase zwischen der 60. und der 90. min verschieden schnell in die Dunkelstellung. Ein Kollektiv ähnelt in dem Ausmaß der Streckung den Az_v, das andere den Az_d.

Mittelzapfen

Mittlere und dorsale Retina: Der Verlauf der Mittelzapfenwanderung ähnelt wieder dem der Außenzapfen. Die schwache Dehnung der Myoide nach dem Ende der Belichtung ist kaum signifikant, und so beginnt die eigentliche Wanderung der Mz_m (Abb.29a) erst nach der 15. min. Nach 90 min liegen drei Teilkollektive vor, die drei Wandergeschwindigkeiten nach der 60. min bedingen. Die Abfolge der Ruhe- und Wanderphasen gleicht der der Außenzapfen. Die Mz_d (Abb.29b) wandern in einfachen Kollektiven; ihr Streckungsverlauf gleicht wieder dem aller bisher beschriebenen Zapfen.

Innenzapfen

Mittlere und dorsale Retina: Die Innenzapfen beider Retinabereiche strecken sich nach erfolgter Gelbbelichtung ebenso wie die Mittel- und Außenzapfen. Ihren Wanderverlauf habe ich in der Abb.30a und b dargestellt. Der kurze Anstieg während der ersten 5 min, die daran anschließende Ruhephase und der dann

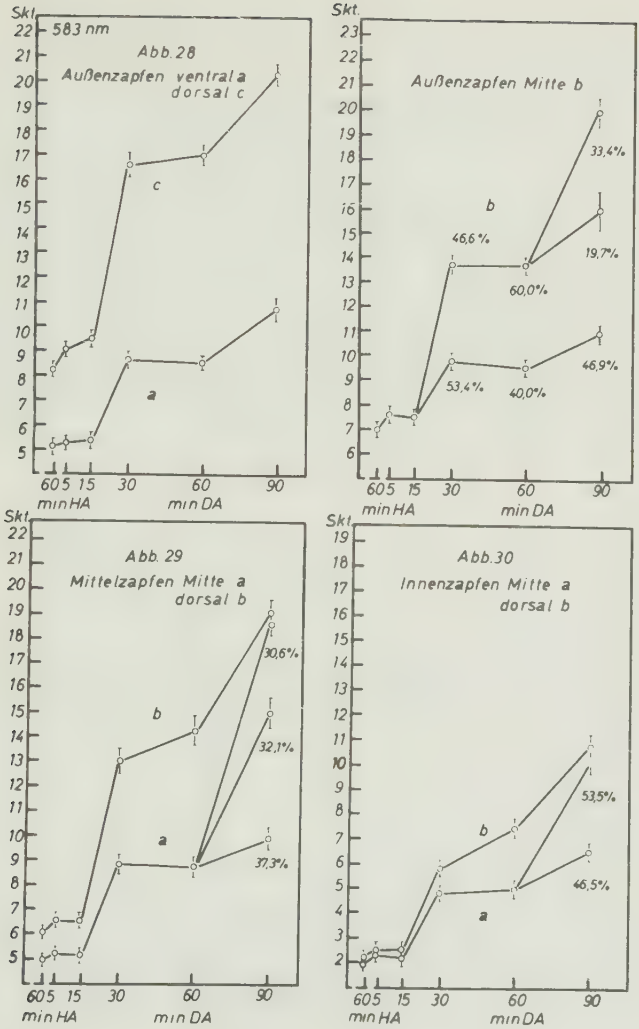


Abb. 28-30: Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit gelbem Licht (583 nm). Abzisse und Ordinate wie Abb. 25.

wieder einsetzende Anstieg gleicht dem Wanderverlauf der bisher beschriebenen Zapfen, einschließlich der Ruhephase. Nach der 60. min wandern die Iz_m mit verschieden raschen Populationen, während sich die Iz_d wieder einheitlich strecken.

Vergleich der Ruhe- und Wanderphasen nach gelber Vorbelichtung

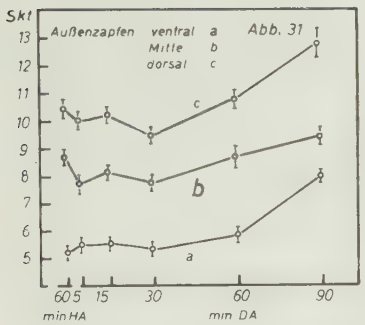
Die Außen-, Mittel- und Innenzapfen verhalten sich während der DA in den verschiedenen Retinaregionen im wesentlichen gleich; Teilkollektive entstehen nur in der Retinamitte, jedoch beeinflussen sie den typischen Verlauf der Wanderung nicht. Die Zapfendehnung kann in folgenden Zeiten unterbrochen sein: 1) bis 5 min, 2) zwischen 5 und 15 min und 3) zwischen 30 und 60 min DA. Der typischen Ruhephase zwischen der 15. und der 30. min nach Rot und Orange entspricht nach Gelb einer Periode ausgeprägter Streckung. Die möglichen Ruhephasen verteilen sich wie folgt:

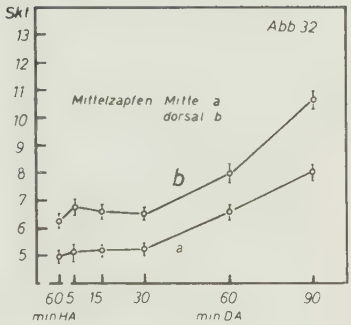
Tabelle 4

Zapfentyp Retinaregion	bis 5 min	5 bis 15 min	30 bis 60 min
Außenz. ventral	+	+	+
Mittelz. Mitte	+	+	+
Außenz. Mitte	-	+	+
Außenz. dorsal	-	+	+
Mittelz. dorsal	-	+	+
Innenz. Mitte	-	+	+
Innenz. dorsal	-	+	(+)

5.4. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit grünem Licht (521 nm)

Die Zapfen bewegen sich nach Helladaptation in Grün nur sehr langsam in die Dunkelstellung. Aus den Abb. 31 bis 33 geht hervor, daß diese geringe Retinomotorik allen Zapfentypen in den ausgewerteten Retinabereichen gemeinsam ist; deshalb betrachte ich sie im Zusammenhang. Während der DA entstehen keine Phasen starker Dehnung wie nach Belichtung in Rot, Orange und Gelb, vielmehr sind alle DA- Abschnitte Ruhephasen, Kontraktionsphasen oder Zeiten geringfügiger Dunkelwanderung.





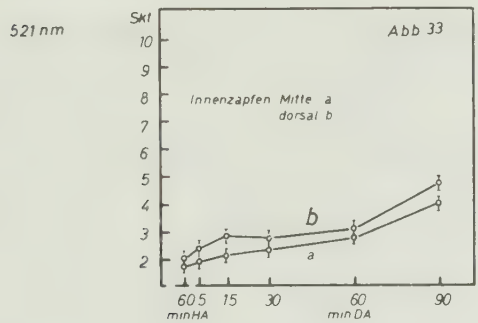


Abb. 31-33: Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit grünem Licht (521 nm). Abzisse und Ordinate wie Abb. 25.

Die Zapfen können auf das Ende der Belichtung unterschiedlich reagieren. Die Az_m kontrahieren sich zunächst wie die Az_d, strecken sich jedoch nach der 30. min langsamer als diese. Die Mz_m verbleiben bis zur 30. min, die Az_v und die Iz_m bis zur 60. min in ihrer Hellstellung; erst danach entfernen sie sich langsam von der M.l.ext.. Die Mz_d und Iz_d strecken sich während der ersten 5 min, beginnen ihre eigentliche Wanderung aber auch erst nach der 30. bzw. nach der 60. min. Der Test der Zapfenkollektive im Wahrscheinlichkeitsnetz ergab stets eingipfelige Verteilungen; niemals entstanden Mischkollektive wie während der DA nach andersfarbiger Beleuchtung.

5.5. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit blauem Licht (478 nm)

Außenzapfen

Ventrale, mittlere und dorsale Retina: Die Zapfenwanderung verläuft während der 90 min DA nach blauer Vorbelichtung sehr intensiv. Die Az_v (Abb. 34a) strecken sich nach Ende der Belichtung sehr kräftig und verringern im Verlaufe der weiteren DA allmählich ihre Geschwindigkeit. Die Kurve in der Abb. 34a wird mit zunehmender Dunkelzeit immer flacher, bis sich die Az_v nach der 60. min nicht mehr von der M.l.ext. entfernen. Ruhe- und Wanderphasen wechseln nicht miteinander ab. Dieses Verhalten ähnelt dem der Az_v nach roter Belichtung. Aus didaktischen Gründen übergehe ich die Az_m und betrachte zunächst den einfacheren Wanderverlauf der Az_d (Abb.34c). Die Az_d strecken sich nach beendeter Belichtung kräftig, unterbrechen ihre Wanderung nach der 30. min und bewegen sich nach der 60. min weiter in die Dunkelstellung. Der gleiche Zapfentyp verhält sich also in zwei Retinaregionen unterschiedlich.

Die Verteilungen der Ellipsoidabstände in der Retinamitte sind mehrgipflig. Nach der 15. und 30. min resultiert ein Mischkollektiv mit zwei, nach der 60. mit drei und nach der 90. min mit vier Gipfeln. Daraus ergeben sich drei Zapfenpopulationen (Abb.34b). In der ersten bewegen sich die Zapfen sehr schnell in ihre Dunkelstellung, ohne ihre Retinomotorik während der 90 min zu unterbrechen; nach der 60. min können sie sich, wie die Häufigkeitsanalyse zeigt, mit zwei verschiedenen Geschwin-

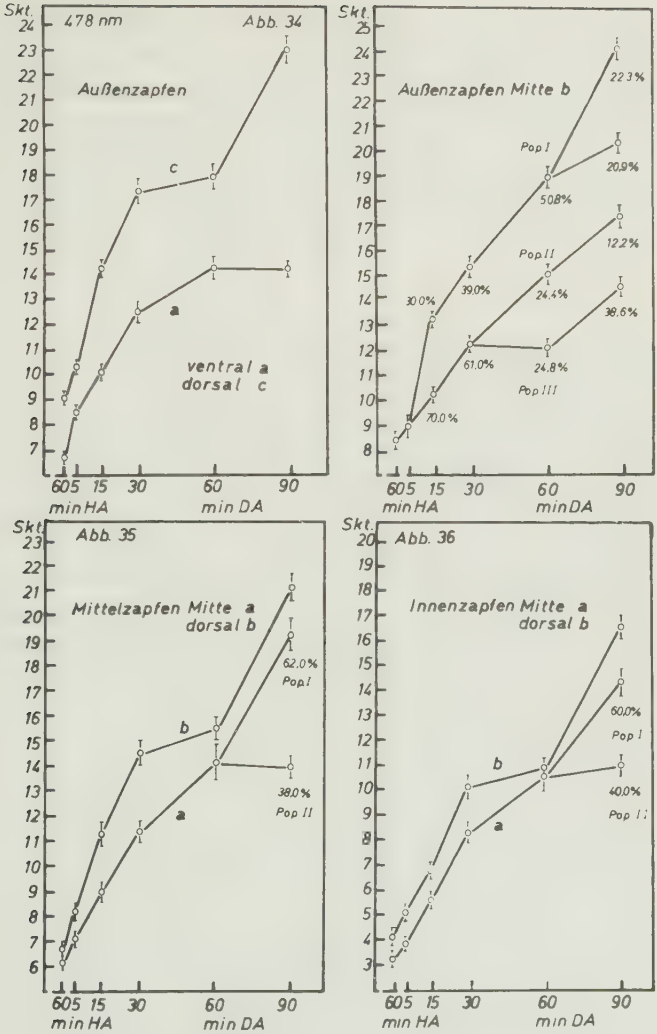


Abb. 34–36: Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit blauem Licht (478 nm). Abzisse und Ordinate wie Abb. 25.

digkeiten dehnen. Dieses Zapfenkollektiv hat nach 90 min den längsten Abstand von der M.l.ext.. Aus dem Restkollektiv entstehen nach der 30. min zwei weitere unterschiedlich wandernde Zapfenpopulationen; die eine wandert ohne Unterbrechung wie beim ersten Kollektiv; die Zapfen durchlaufen jedoch während der DA eine kleinere Strecke. Die andere legt in den 90 min den kürzesten Weg zurück; die Zapfen unterbrechen jedoch ihre Bewegungen zwischen der 30. und der 60. min ähnlich wie bei der Dunkelwanderung der Az_d.

Mittel- und Innenzapfen

Mittlere und dorsale Retina: Die Mittel- und Innenzapfen wandern weitgehend identisch. In der Retinamitte liegen bei beiden nach der 60. min jeweils zwei Teilkollektive vor (Abb.35a,36a); die Mz_m und die Iz_m strecken sich während der 60 min ohne Unterbrechung, danach sistiert die eine Population, während die andere weiter wandert. Damit ähnelt eine Zapfengruppe der Mz_m und der Iz_m einer der Az_v. In der dorsalen Retina gleicht der Wanderverlauf der Mz_d (Abb.35b) und der Iz_d (Abb.36b) dem schon beschriebenen Verlauf der Az_d (vergl.Abb.34c); die Zapfen unterbrechen ihre Wanderung zwischen der 30. und der 60. min. Ebenso wie die Az_d wandern auch sie einheitlich.

Vergleich der Ruhe- und Wanderphasen nach blauer Vorbelichtung

Nach blauer Vorbelichtung ergeben sich drei Möglichkeiten der Zapfenwanderung:

1) Die Zapfen strecken sich ohne Unterbrechung bis zur 90. min. (Diesen Wandertyp ermittelte ich nur auf grund der Teilkollektive).
2) Die Zapfen vermindern ihre Geschwindigkeit nach der 30.min und ruhen nach der 60. min.
3) Die Zapfen unterbrechen ihre Dunkelwanderung zwischen der 30. und der 60. min.

Die Zapfenwanderung kann also während zweier Zeiten ruhen, wobei eine Ruhephase die andere ausschließt. Es ist aber auch möglich, daß die letzte Ruhephase durch eine maximale Dehnung hervorgerufen wird, sie also nicht mit den anderen vergleichbar ist. In den Teilabschnitten der DA verteilen sich die möglichen Ruhephasen wie folgt:

Tabelle 5

Zapentyp Retinaregion Population	30 bis 60 min	60 bis 90 min
Außenz. ventral	-	+
Mittelz. Mitte, Pop. II	-	+
Innenz. Mitte, Pop. II	-	+
Außenz. Mitte, Pop. III	+	-
Außenz. dorsal	+	-
Mittelz. dorsal	+	-
Innenz. dorsal	+	-
Außenz. Mitte, Pop. I/II	-	-
Mittelz. Mitte, Pop. I	-	-
Innenz. Mitte, Pop. I	-	-

5.6. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit dem weißen Licht der Xenonlampe

Die Myoide der drei Zapfentypen dehnten sich nach der Helladaptation an verschiedenfarbige Lichter durchaus unkontinuierlich; Phasen völliger Wanderruhe oder Kontraktionsphasen konnten mit Phasen kräftiger Streckung wechseln, und die zeitliche Lage dieser Ruhephasen war von der Farbe der Vorbelichtung abhängig. Im folgenden soll die Reaktion der Zapfen nach Adaption an das weiße Licht der Xenonlampe betrachtet werden. Es war energiegleich mit dem grünen Licht (521 nm).

Die Verteilungen der Zapfenabstände waren zwar bis auf die der Az_m eingipfelig, jedoch häufig unregelmäßig und nicht so eindeutig wie nach farbigem Licht; sehr oft lagen auch unsymmetrische Verteilungen vor. Die Ellipsoidabstände sind in den Abb. 37 bis 39 dargestellt. Demnach entfernen sich die Zapfen während der 90 min nicht sehr weit von der M.l.ext.; die Hauptwanderphase beginnt oft erst nach der 60. min. Neben eindeutigen Ruhephasen gibt es vor allem bei Beginn der DA auch Kontraktionen; meist strecken sie sich jedoch während der 60 min mit geringer Geschwindigkeit. Die Ruhe- und Konkraktionsphasen sind bei den Zapfentypen und in den verschiedenen Netzhautbereichen

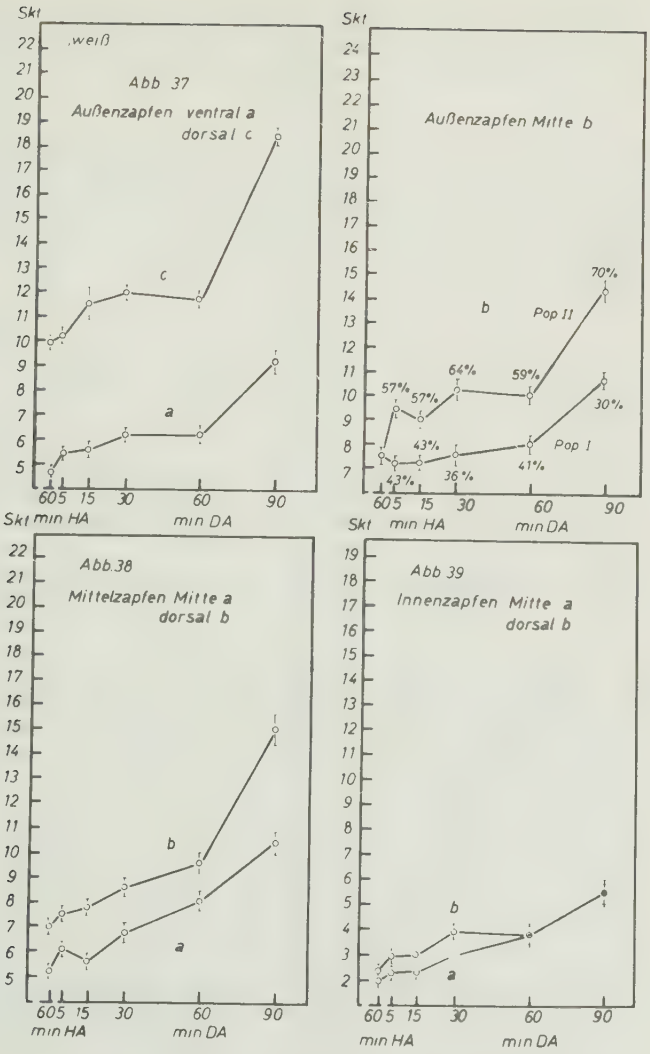


Abb. 37-39: Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit dem weißen Licht der Xenonlampe. Abzisse und Ordinate wie Abb.25.

nicht vergleichbar. Wie auch aus Tab. 6 hervorgeht, gibt es für die Zapfenwanderung nach weißer Belichtung keinen typischen Wechsel zwischen Ruhephasen (+) und Wanderphasen (-).

Tabelle 6

Zapfentyp Retinaregion	bis 5 min	5 bis 15 min	15 bis 30 min	30 bis 60 min	60 bis 90 min
Außenz. ventral	-	+	+	+	-
Außenz. Mitte					
Pop. I	-	+	-	+	-
Pop. II	+	+	+	+	-
Außenz. dorsal	+	-	+	+	-
Mittelz. Mitte	-	+	-	-	-
Mittelz. dorsal	-	+	(-)	(-)	-
Innenz. Mitte	+	+	+	(-)	-
Innenz. dorsal	-	+	-	+	-

5.7. Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit schwachem gelben Licht (583 nm)

Wie die bisherigen Versuche zeigen, verläuft die Dunkelwanderung der Zapfen offenbar farbspezifisch; der Wechsel der Streckungsgeschwindigkeit hängt von der Farbe der Vorbelichtung ab. Solche Wechsel zwischen Ruhe- und Wanderphasen waren besonders nach Gelbadaptation bei allen Zapfentypen und in allen ausgewerteten Retinabereichen einheitlich und deutlich ausgeprägt. Um die Intensitätsabhängigkeit dieser Reaktion zu prüfen, verringerte ich die Intensität des Gelb mit Graufiltern gegenüber der vorherigen um zwei Zehnerpotenzen; das energiegleiche weiße Licht lieferte 1,7 lx. Wie Abb. 40 bis 42 zeigen, wandern die Außenzapfen in den drei Retinaregionen grundsätzlich in der gleichen Weise. Während der Wanderablauf nach Adaptation an eine höhere Intensität des Gelb durch eine unkontinuierliche Dehnung charakterisiert war, strecken sich die Zapfen nach diesen Bedingungen ohne Unterbrechungen.

Die Kollektive der Az_v und der Az_d sind stets eingipfelig verteilt, die Az_m wandern ähnlich wie bei der höheren Intensität

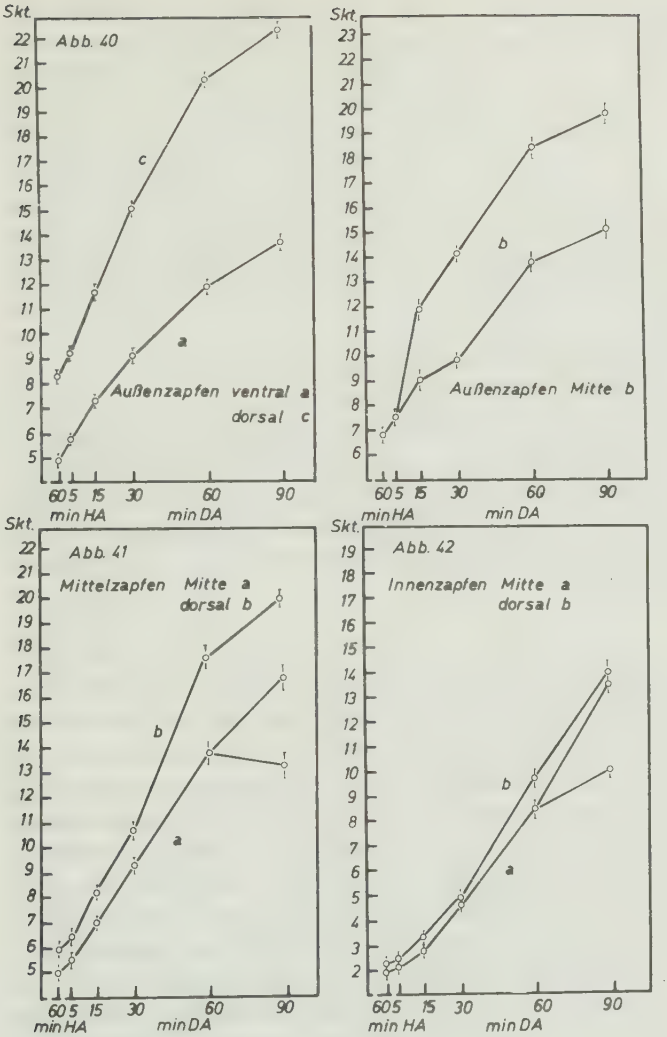


Abb. 40-42: Die Dunkelwanderung der Zapfen nach Vorbelichtung mit gelbem Licht geringer Intensität (583 nm).
Abzisse und Ordinate wie Abb. 25.

in zwei Populationen mit verschiedenen Geschwindigkeiten (vergl.Abb.28b). Auch die Mittel- und Innenzapfen strecken sich ohne Unterbrechung; in der dorsalen Retina wandern sie innerhalb einer Population, in der Mitte liegt jeweils nach der 90. min eine zweigipfelige Verteilung vor, ähnlich wie bei der höheren Intensität (vergl.Abb.29a u. 30a). Während sich demnach die Myoide nach der 60. min bei den Iz_m mit zwei Geschwindigkeiten strecken können, ruht ein Kollektiv der Mz_m (Abb.41a und 42a). Demnach fördert die höhere Intensität des Gelb die Ausbildung von Ruhephasen.

6. Histochemische Untersuchungen

Man darf erwarten, daß Licht auch Veränderungen in den Zapfen bewirkt, die sich mit verschiedenen färberischen Methoden nachweisen lassen könnten. Trotz guter Kenntnisse über die Topohistochemie der Netzhaut (GRAUMANN und NEUMANN 1962) sind solche Veränderungen so gut wie unbekannt. Ich versuchte die Reaktionsweise der Zapfen mit drei verschiedenen histochemischen Methoden zu prüfen.

6.1. Selektive Färbung der Zapfen- und Stäbchenaußenglieder

KARLI (1957) fixierte dunkeladaptierte Netzhäute mit einem Formol-Platinchloridgemisch und färbte sie mit alkohollöslichem Anilinblau. Die Farbaufnahmefähigkeit der Außenglieder sollte von der Beleuchtung abhängen; d. h. die Reaktion spiegelte die Photolyse der lichtempfindlichen Substanzen wieder. In meinen Versuchen ergab sich aber keine unterschiedliche Färbbarkeit einer Hell- und einer Dunkelnetzhaut. Auch eine Modifikation dieser Methode nach VILTER (1957) blieb ohne Erfolg. VILTER fixierte dunkelgehaltene Netzhäute des Guppy mit Formol/$CaCl_2$, bettete die Augen über Butylalkohol in Paraffin ein, färbte sie nach dem Schneiden mit einer Methylgrünlösung und differenzierte die Färbung in Polyäthylenglykol. Seine Untersuchungen wiesen auf eine lipoproteidische Natur der zu färbenden Substanzen hin, deren Färbbarkeit mit der Photolyse der Sehstoffe in einem Zusammenhang stehen sollte. Ich verfuhr ebenso wie VILTER und bettete die Schnitte in einer stark übersättigten d-Sorbitlösung ein. Spuren von Methylenviolett, die sich im käuflichen Methylgrün befinden, färben die Außenglieder der Sehzellen selektiv violett. Wie die Abb. 43a und b zeigen,+)

+) vergl. erste Bildtafel

färben sich die Außenglieder zwar sehr schön selektiv, die Färbbarkeit dunkeladaptierter und extrem helladaptierter Netzhäute blieb jedoch gleich.

6.2. Nachweis der alkalischen Phosphatase in den Zapfen und Stäbchen

Eine unterschiedliche Verteilung der alkalischen Phosphatase in Hell- und Dunkelnetzhäuten fand MACHER (1950) in den Sehzellen des Frosches. Während im Dunkelauge die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen, sowie die Außenglieder der Zapfen positiv reagierten, waren im Hellauge die Stäbchen und die Innenglieder der Zapfen phosphatasefrei, sie ließ sich lediglich noch in den Außengliedern der Zapfen nachweisen. MACHER verwendete für diese Reaktion hohe Beleuchtungsintensitäten; genauere Angaben fehlen. Bei meinen Versuchen mit verschiedenen Farblichtern und mit weißem Licht maximaler Intensität (in 10 cm Entfernung von der Lampe) ließ sich kein Unterschied zwischen hell- und dunkeladaptierten Augen feststellen; die Phosphatase wies ich mit der Methode nach GOMORI (siehe RICHTERLICH 1952) nach.

6.3. Bestimmung des isoelektrischen Punktes (IEP) in den Sehzellen bei verschiedenen Adaptationsstufen

Schon frühere Autoren berichteten von Färbungsunterschieden in Hell- und Dunkelnetzhäuten. So findet BIRNBACHER (1894) in der dunkeladaptierten Netzhaut eine stärkere Affinität zu sauren Farbstoffen als in der Hellnetzhaut. Diese Befunde konnte GARTEN (1907) für die Netzhäute der verschiedensten Tiere bestätigen. Eine unterschiedliche Farbaffinität verschiedener Gewebselemente setzte PISCHINGER (1926) mit der Lage des IEP, d. h. mit der Zahl und Stärke der sauren und basischen Gruppen in den Plasmaeiweißen in Beziehung. Danach müßte sich der IEP einer Hellnetzhaut von dem einer Dunkelnetzhaut unterscheiden; jedoch konnte GRAWERT (1940) in Hell- und Dunkelnetzhäuten weder eine IEP-Verschiebung noch Färbbarkeitsunterschiede nachweisen. In neuerer Zeit fand MÜLLER (1954) während der DA wiederum unterschiedliche Affinitäten der Zapfen zu den Farbkomponenten der allerdings sehr unspezifischen Azanfärbung. Zur Bestimmung des IEP in Geweben steht heute ein empfindliches und

recht eindeutiges Agenz in dem Fluorochrom Acridinorange zur Verfügung (SCHÜMMELFEDER und STOCK 1956). Acridinorange ist ein nicht umladbarer, basischer Farbstoff; er fluoresziert je nach Stärke seiner Konzentration in einer Verdünnung von $1:10^4$ grün, $1:10^3$ gelbgrün und $1:10^2$ rot (STRUGGER 1940).
Die Eiweiße ändern gemäß ihren Ampholyteigenschaften in Abhängigkeit vom pH-Wert des umgebenden Mediums ihre Dissoziation und damit ihre Ladung. Mit zunehmender H-Ionenkonzentration vermindert sich die negative Ladung durch die schwächer werdende Dissoziation der sauren Gruppen. Die Bindung des Acridinorange ist deshalb im sauren Bereich gering, der Farbstoff fluoresziert grün. Verringert man jetzt die H-Ionenkonzentration, dann geben die sauren Gruppen ihr Proton ab und damit nimmt die Zahl der negativen Ladungen zu; entsprechend vermindern sich die positiven Ladungen. In einem bestimmten pH-Bereich, dem IEP, ist die Zahl der negativen und der positiven Ladungen gleich, das Eiweißmolekül also neutral. Die Lage des IEP hängt demnach von der Zahl der sauren und basischen Gruppen ab. Da sich im IEP die Ladung des Eiweißes ändert, wird die Affinität des Acridinorange zum basischen Bereich hin größer, die Fluoreszenz schlägt von grün über gelb nach rot um. Mit diesem Farbumschlag kann natürlich nur der mittlere IEP der Gesamteiweiße, die ein Gemisch bilden, bestimmt werden.

Ich untersuchte mit weißem Licht helladaptierte und eine Nacht lang dunkeladaptierte Versuchstiere, sowie Fische, die ich eine Stunde mit rotem Licht belichtete und sie nach den Dunkelzeiten von 5, 15, 30, 60 und 90 min tötete. Nach der Vorschrift von SCHÜMMELFEDER und STOCK (1956) fixierte ich die Augen in 96%igem Alkohol, schnitt sie in Paraffin und färbte sie in gepufferten Farblösungen von Acridinorange in der Verdünnung 1:5000 10 min lang. Sowohl die Farblösungen als auch die farbstoffreie Waschflüssigkeit pufferte ich mit dem Zitronensäure-Phosphatpuffer nach McILVAIN. Jede Adaptationsstufe färbte ich in folgenden Puffergemischen: pH-Wert: 2,2; 3,0; 4,0; 5,0; 6,0; 7,0; 8,0 und bettete sie nach kurzem Abtrocknen in fluoreszenzfreies Paraffinöl ein. Es ergab sich, daß der mittlere IEP aller Sehzellen in dunkel- und helladaptierten Netzhäuten stets konstant blieb. Auch während der DA nach roter Vorbelichtung blieb er so. Die Ergebnisse sind in Tab. 7 zusammengestellt.

Tabelle 7

pH-Wert	Sehzellschicht	Stäbchen- u. Zapfenkerne	M.l.ext.
2,2	-	grün	grün
3,0	grün	grüngelb	grün
4,0	grüngelb	gelb	rot
5,0	gelbgrün	gelb	rot
6,0	rot	gelb	rot
7,0	rot	rot	rot
8,0	rot	rot	rot

Zur Beurteilung der Färbungsergebnisse muß die Affinität des Farbstoffes zu anderen sauren Stoffgruppen berücksichtigt werden. So wird Acridinorange im pH-Bereich von 0,65 - 2,0 besonders an Nukleinsäuren und sauren Mucopolysacchariden gebunden, und erst mit steigendem pH-Wert wächst die Affinität auch zu Ampholyten. Die Anfärbung von Strukturen außerhalb der Zellkerne ist wohl vorwiegend auf Plasmaeiweiße zurückzuführen, so daß der Farbumschlag als deren Umladebereich gedeutet werden kann. Der IEP der Stäbchen- und Zapfenschicht liegt demnach zwischen pH 5 und pH 6.

Während bei einem pH-Wert von 4,0 die Stäbchen und Zapfen noch grün bis grüngelb fluoreszieren, schlägt die Farbe an der M.l.ext. ohne Übergang zu gelbgrüner Fluoreszenz von grün nach rot um. Auf der M.l.ext. entsteht ein rot fluoreszierender Saum, der außerhalb der Zapfen liegt und etwa in der Höhe der Grenze Ellipsoid-Außenglied helladaptierter Innenzapfen abschließt. Die Lage, die Größe und die Intensität seiner Fluoreszenz ändert sich während verschiedener Adaptationszeiten ebenfalls nicht. Ob es sich dabei um ein stark saures Protein oder um eine andere Stoffgruppe handelt, muß noch offen bleiben.

7. Diskussion der Ergebnisse

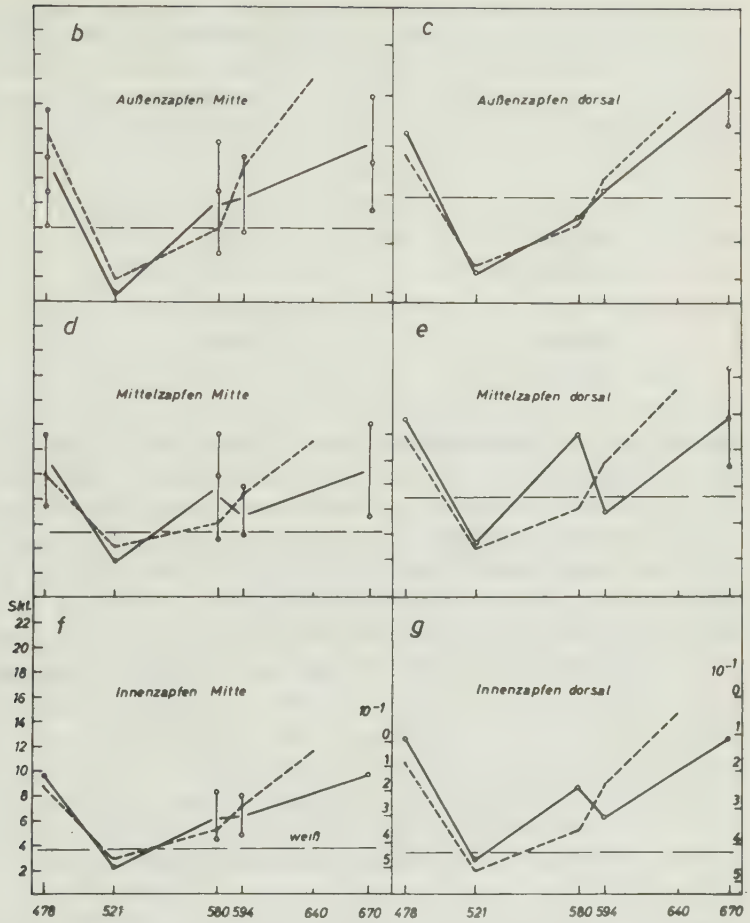
Über Zusammenhänge zwischen Zapfenbewegungen und Regenerationsleistungen: Die Retinomotorik der drei verschiedenen Zapfentypen der Guppynetzhaut ergab keinen Hinweis darauf, daß jedem Typus eine bevorzugte spektrale Empfindlichkeit im Sinne der

Dreikomponentenlehre von YOUNG und HELMHOLTZ zukommt. Vielmehr konnten sich morphologisch verschiedene Zapfen durchaus identisch verhalten. Daraus braucht zwar nicht geschlossen zu werden, daß das HELMHOLTZsche Prinzip für das Guppyauge nicht gilt, doch muß offenbleiben, ob sich die Trichromasie auf der Ebene der Zapfen verwirklicht und sich in der Retinomotorik überhaupt zeigt.

Die Zapfenbewegungen können durch viele Faktoren, die nervösen und zentralen Ursprungs sind, beeinflußt werden; auch ein Tagesrhytmus ist nicht ausgeschlossen. Gegenüber den Einflüssen der H-Ionenkonzentration sind jedoch diese Wirkungen gering (vergl. v. STUDNITZ 1952). Nach v. STUDNITZ (1933) und WIGGER (1937) kontrahieren sich die Zapfen einer Dunkelretina bei Säureinjektion, injiziertes Alkali bewirkt Zapfendehnung. Befunde älterer Autoren ergaben einen höheren Säuregehalt in isolierten helladaptierten gegenüber dunkeladaptierten Netzhäuten. KOBAKOWA (1946) konnte dies am intakten Froschauge bestätigen; SICKEL (1961) weist auf eine erhöhte Bildung nichtflüchtiger Säuren in der Hellphase hin, die er mit glykolytischen und oxydativen Gleichgewichtsvorgängen während der Helladaptation in Verbindung bringt. Es ist also durchaus möglich, daß stoffwechselbedingte Acidosen die Retinomotorik beeinflussen, indem erhöhte Stoffwechselaktivitäten stärkere Säurebildung bedingen, die ihrerseits die Zapfenkontraktion fördert bzw. die Dunkelwanderung behindert.

In Abb. 44 a-g ist die Stärke der Dunkelwanderung nach verschiedenen Farbbelichtungen dargestellt. Unterschiedlich stark gedehnte Populationen sind mit einer senkrechten Linie verbunden; die dazwischen gelegte Kurve mittelt den Dehnungsgrad. Die horizontale durchbrochene Linie veranschaulicht den zurückgelegten Weg nach weißer Vorbelichtung. Die Zapfen wandern demnach nach grüner Vorbelichtung am wenigsten, nach Orange und Gelb mehr und nach Rot und Blau am weitesten in die Dunkelstellung. Dieser Befund wird verständlich, wenn man annimmt, daß grünes Licht gegenüber anderen Wellenlängen ein Stoffwechselsystem in der Zelle so stark verändert, so daß es während der Dunkelzeit nur durch einen ebenso umfangreichen Regenerationsprozeß wieder hergestellt werden kann. Der dadurch bedingte

Abb. 44



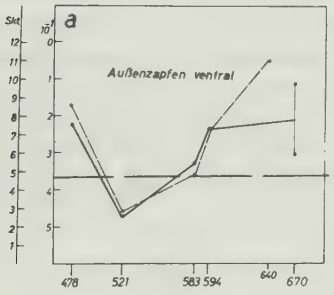


Abb.44 a-g: Vergleich der nach verschiedenen Farbbelichtungen maximal zurückgelegten Strecke (ausgezogene Linie) und der Absorbtionskurve des Porphyropsins (unterbrochene Linie). Linke Ordinate: Zurückgelegte Strecke in Skt; rechte Ordinate: Absorbtionskoeffizienten des Porphyropsins.

hohe Säuregrad hemmt dann die Dehnung der Myoide. Demnach müßten aber alle Zapfen maximal in Grün absorbieren. Da über die Zapfensehstoffe fast nichts bekannt ist, verglich ich das Ausmaß der DA mit der Absorptionskurve des Porphyrhopsins. Die Absorptionskoeffizienten sind in Abb. 44 a-g durch eine gestrichelte Linie verbunden. Ihre Werte sind:+)

Wellenlänge		Absorptionskoeffizient
480 nm	-	0,1724
520 nm	-	0,4635
580 nm	-	0,3591
600 nm	-	0,2308
640 nm	-	0,0466

Die Größe der Koeffizienten nimmt auf der rechten Ordinate nach oben hin ab, die Absorptionskurve ist daher invers. Das Ausmaß der Dunkelwanderung steht demnach etwa im umgekehrten Verhältnis zum Absorptionskoeffizienten des Porphyrhopsins. DARTNALL (1952, 1955) und BRIDGE (1956) fanden in Fischnetzhäuten Pigmente, die im kurzwelligen Bereich und in Grün maximal absorbieren; die Frage, ob das Porphyrhopsin lediglich ein Sehstoff der Stäbchen ist, wie es WALD (1937) annimmt, soll hier jedoch nicht weiter erörtert werden. Unabhängig von den bisherigen Überlegungen könnten aber auch allein die Stäbchen die Dunkelwanderung der Zapfen beeinflussen. Ich halte es aber für wenig wahrscheinlich, daß die in verschiedenen Abständen von der M. l. ext. wandernden Zapfentypen zu jeder DA-Zeit im gleichen Maße durch die sich kontrahierenden Stäbchen beeinflußt werden; außerdem spricht auch das Auftreten verschiedener Zapfenpopulationen gegen diese Annahme.

Im großen und ganzen sind die Kurven in Abb. 44 a-g als durchaus eingipfelig zu betrachten. Vermutlich enthalten demnach alle Zapfen nur einen Sehstoff mit einem Absorptionsmaximum in Grün. Diese Annahme wird durch die Befunde PUFFs (1954) gestützt.

+) Die Absorptionskoeffizienten entstammen einer Tabelle aus FISCHER, "Physikalische Chemie des Auges" in Tab. Biolog., Den Haag, 1951, S. 133

Die Schwellung der Sehzellkerne erwies sich als ein feiner Anzeiger für den jeweiligen Funktionszustand der Zelle (PUFF 1951, 1952, ROHEN und MRODCZINSKY 1955). Wenn die Zapfen in einzelnen Spektralbereichen verschieden empfindlich wären, müßte man bei Belichtung mit quantengleichen Farblichtern eine selektive Kernschwellung erwarten; PUFF (1954) fand jedoch stets eine maximale Schwellung in Gelbgrün. Bei der Hellstellung der Zapfen wird dies nicht so deutlich. Auf die möglichen Ursachen dieser Diskrepanz wurde oben (S. 16) hingewiesen.

Zum Ablauf der Dunkelwanderung: Neben den quantitativen Unterschieden, deren Abhängigkeit von Stoffwechselprozessen oben erörtert wurde, lassen sich bei der Dunkelwanderung auch qualitative farbspezifische Wirkungen feststellen. Die Zapfen strecken sich nach verschiedenfarbiger Belichtung ungleichmäßig; die Retinomotorik wechselt zwischen Ruhe- und Wanderphasen, deren zeitliche Lage allein von der Wellenlänge der Vorbelichtung abhängig ist. Gliedert man die gesamte DA (vergl. auch S. 22, 24, 26, 29, 30) in die Abschnitte A (bis 5 min); B (5 - 15 min); C (15 - 30 min); D (30 - 60 min) und E (60 - 90 min), so ergibt sich folgende Abhängigkeit der Ruhe- bzw. Kontraktionsphasen(+) und der Dehnungsphasen (-) von der Farbe der Vorbelichtung:

Tabelle 8

Wellenlänge	A	B	C	D	E
670 nm	+	-	+	-	+
594 nm	+	+	+	-	+
583 nm	+	+	-	+	-
521 nm	+	+	+	+	+
478 nm	-	-	-	+	+

Da der pH-Wert offenbar die Stärke der Zapfenwanderung bestimmt, entsprechen diese Wechsel von Ruhe- und Wanderphasen wahrscheinlich Zeiten höherer und niederer H-Ionenkonzentration und damit verschiedener Regenerationsleistungen der Sinneszellen während der DA. Ordnet man die Ruhephasen nach der Wellenlänge der Vorbelichtung, so ergibt sich folgendes Bild:

E C A B D	E C A B D	E C A B D	E C A B D	E C A B D
rot	orange	gelb	grün	blau

Diese Beziehungen scheinen darauf hinzuweisen, daß je nach der Farbe der Vorbelichtung jeweils verschiedene Komponenten des Stoffwechselgeschehens während der Dunkeladaptation aktiviert werden. Nach weißer Vorbelichtung verteilen sich aber die Ruhephasen unregelmäßig über die ganze Zeitdauer der Dunkeladaptation. Dies mag darauf beruhen, daß weiß als Mischlicht unspezifisch in das Stoffwechselgeschehen eingreift. Auf einen Zusammenhang zwischen dem Adaptationszustand, der Wellenlänge des Reizlichtes und dem pH-Wert weisen auch die Befunde von SICKEL (1961) hin. Die positive Eintrittschwankung der b-Welle im ERG brachte man schon früh mit photochemischen Prozessen in Verbindung (vergl. v. STUDNITZ 1952). Die Beziehung der Amplitude der b- und der d-Welle im ERG (on-off Relation) ist wellenlängenspezifisch und hängt auch von der Intensität sowie der Dauer des Reizes ab. Diese Reizcharakteristiken konnte SICKEL (1961) an einer isolierten Froschnetzhaut lediglich durch pH-Wertänderungen in der umströmenden Flüssigkeit nachbilden.

Deutung der Mischverteilungen und regionaler Unterschiede im Wanderverlauf: Die Zapfen dehnen sich während ihrer Dunkelwanderung nicht immer einheitlich; aus Mischverteilungen ließen sich verschiedene Populationen mit abweichendem Adaptationsverlauf abtrennen. Die Anzahl der in der Hellstellung noch einheitlichen Zapfenkollektive kann je nach Spektralfarbe, Zapfentyp und Retinaregion verschieden sein. Besonders häufig treten Teilkollektive nach roter Vorbelichtung auf, wobei ihre Anzahl mit fortschreitender DA zunimmt. Die Außenzapfen in der Retinamitte können sich sehr unterschiedlich dehnen, während die Wanderverhältnisse in der ventralen und der dorsalen Retina einfacher erscheinen (vergl. Abb. 18, 19 und 20). Die Mittelzapfenpopulationen sind jedoch in der dorsalen Retina zahlreicher; ihre Kollektive spalten sich derart, daß der Wanderverlauf der dorsalen Mittelzapfen dem der mittleren Außenzapfen und der Verlauf der mittleren Mittelzapfen dem der dorsalen Außenzapfen entspricht (Abb.21 u. 22). Die Innenzapfenkollektive teilen sich in beiden Regionen erst nach der 60. min (Abb.23 u. 24).

Nach orangefarbigem Licht verläuft die DA einheitlicher. Die Außen- und Mittelzapfen dehnen sich in der Retinamitte mit zwei ähnlichen Populationen (Abb.25b u. 26a); bei den Innenzapfen

erscheinen erst wieder nach der 60. min zwei Teilkollektive (Abb.27a). In den übrigen Regionen strecken sich die Zapfen noch einheitlicher.

Ähnliche Verhältnisse ergeben sich nach gelbem Licht. In der mittleren Retina lassen sich nach der 15. min zwei ähnlich wandernde Außenzapfenpopulationen feststellen (Abb.28b); die Mittelzapfen beginnen jedoch ebenso wie die Innenzapfen erst nach der 60. min mit verschiedenen Geschwindigkeiten zu wandern (Abb.29a u. 30a). Die übrigen Retinabereiche enthalten wiederum keine verschiedenen Populationen.

Nach Grünbelichtung entstehen aber niemals Mischkollektive (Abb.31,32,33). Erst nach blauem Licht wird die Wanderung der mittleren Außenzapfen wieder uneinheitlich (Abb.34b). Die Mittel- und Innenzapfenkollektive spalten sich in der Mitte erst nach der 60. min (vergl. Abb.35a u. 36a); die ventrale und dorsale Region weisen keine Populationen auf. Die Zapfenabstände waren nach weißem Licht häufig unsymmetrisch und auch unregelmäßig verteilt; es ließen sich jedoch deutlich zwei Außenzapfenpopulationen in der Retinamitte verfolgen (Abb.37b).

Wie die Wanderung nach schwacher Gelbbelichtung zeigt, hängt die Bildung der Zapfenpopulationen nicht unbedingt von der Beleuchtungsstärke ab. Ebenso wie bei den mittleren Außenzapfen in Gelb höherer Intensität entstehen hier schon nach der 15. min zwei ähnlich verlaufende Zapfengruppen (Abb.40b). Die Mittel- und Innenzapfen strecken sich erst nach der 60. min mit zwei Geschwindigkeiten; in den übrigen Netzhautbezirken wandern die Zapfen wieder einheitlich. Demnach neigen die Zapfen besonders stark nach Rotbelichtung zur Populationsbildung. Die Anzahl der Mischverteilungen verringert sich zu Orange und Gelb hin; nach Grünbelichtung sind die Verteilungen stets eingipfelig, während sich nach Blau der Anteil der Populationen wieder erhöht, jedoch geringer als nach Rotbelichtung. Möglicherweise besteht auch hier ein Zusammenhang zwischen dem Absorptionskoeffizienten und der Populationsbildung, da dieser für Rot kleiner ist als für Blau.

Außer nach roter Vorbelichtung entstehen diese Mischverteilungen nur in der mittleren Retina, insbesondere unter den Außenzapfen. Die Mittelzapfen verringern die Anzahl ihrer Teilkollek-

tive zum Grün hin schneller, und die Verteilungen der Innenzapfen werden stets erst nach der 60. min zweigipfelig. Die Populationen und die in verschiedenen Retinaregionen abweichenden Dehnungsabläufe unterscheiden sich in zweierlei Hinsicht:

1. Während der DA entstehen keine Ruhephasen, die Zapfen strecken sich mindestens bis zur 60. min.
2. Die Zapfen zweier Populationen dehnen sich zwar im gleichen Wechsel der Ruhe- und Wanderphasen, unterscheiden sich jedoch im Ausmaß ihrer Dunkelwanderung.

Die Befunde über die DA im schwachen Gelb erlauben eine Deutung des kontinuierlichen Ablaufes. Entgegen der DA nach hellem Gelblicht ergibt sich hier nach einer Intensitätsminderung um zwei Zehnerpotenzen kein abgestufter Verlauf (Abb. 40-42); die Zapfen wandern mindestens bis zur 60. min ebenso gleichförmig wie es bei allen drei Zapfentypen nach Rot und Blau möglich ist (Abb.18-24 und 34-36). Offensichtlich war der Einfluß der niedrigen Intensität so gering, daß die schwache Regenerationsleistung die Dehnung der Myoide nicht beeinflußte. Der Verlauf der Helladaptation ließ schon einen Helligkeitsabfall von der dorsalen zur ventralen Retina vermuten (vergl. S. 16). Die Dunkelwanderungen der ventralen Zapfen nach Rot und Blau scheinen dieses zu bestätigen. Gerade in diesen Spektralbereichen ist die Absorption gering, so daß bei schlechten Lichtverhältnissen das typische Wandermuster nicht entstehen kann; dorsal wird jedoch der farbspezifische DA-Ablauf deutlich.

Für die zahlreichen Zapfenpopulationen in der Retinamitte können zwei Ursachen verantwortlich sein. Einmal können die Schwimm- und Augenbewegungen der Fische die mittlere Retina wechselnden Lichtverhältnissen aussetzen, so daß Zapfenpopulationen mit farbspezifischem und indifferentem Dehnungsablauf entstehen, wie es nach Rot (Abb.19b, Pop.II), deutlicher nach Blau (Abb. 34b, Pop. I/II) der Fall ist. Zum anderen sind die ventralen Außenzapfen kleiner, ihre Myoide können sich nicht in dem Ausmaß dehnen wie die der dorsalen Außenzapfen. Die Außenzapfenpopulationen nach starker und schwacher Gelbbelichtung (Abb. 28b u. 40b) und nach Orange (Abb.25b) unterscheiden sich lediglich in der Stärke ihrer Retraktion, wobei eine Population den

ventralen, die andere den dorsalen Außenzapfen ähnelt. Allerdings läßt sich das Auftreten der beiden Mittelzapfenpopulationen nach Orangebelichtung (Abb.26a) so nicht erklären.

Indifferente Dehnungsabläufe nach Rot- und Blaubelichtung treten bei den drei Zapfentypen unregelmäßig auf. So nach Rot bei den Außenzapfen in der ventralen Retina (Abb.18b) und eine Population in der Retinamitte (Abb.19b/Pop.II); bei den Mittelzapfen in der mittleren (Abb.21b) und eine Population in der dorsalen Retina (Abb.22b/Pop.II), die Innenzapfen entsprechen diesem Wandertyp in beiden Retinabereichen (Abb.23b;24b). Nach Blau sind dies die ventralen Außenzapfen (Abb.34a) und zwei Populationen der mittleren Außenzapfen (Abb.34b/Pop.I/II), sowie die Mittel- und Innenzapfen in der Retinamitte (Abb.35a u. 36a). Demnach könnte man annehmen, daß die Innenzapfen für Rot weniger empfindlich sind als die Außen- und Mittelzapfen; denn sie zeigen in der vermutlich am stärksten beleuchteten dorsalen Retina immer noch nicht den typischen Wanderablauf. Auf Blau reagieren wohl die Außenzapfen etwas stärker; denn sie dehnen sich entgegen den Mittel- und Innenzapfen schon in der Retinamitte in einer Population (Abb.34b/Pop.III) mit der für Blau typischen Ruhephase. Da die Außenzapfen im helladaptierten Auge bei Grün höherer Intensität vermutlich wieder etwas zurückwandern, sind sie wohl für diese Spektralfarbe empfindlicher als die Mittel- und Innenzapfen (Abb.13 u. 14). Während jedoch diese Sonderstellung der Außenzapfen im DA-Verlauf nicht deutlich wird, treten die verschiedenen Empfindlichkeiten der Zapfentypen in Blau und Rot im Hellauge nicht in Erscheinung.

Die Messungen der Retinomotorik lassen also vermuten, daß die drei morphologisch verschiedenen Zapfentypen in der Guppynetzhaut nicht einzelne Spektralbereiche selektiv absorbieren; jedoch gibt es Hinweise dafür, daß einzelne Zapfentypen nicht für alle Spektralfarben gleichmäßig empfindlich sind.

8. Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Es wurde die Retinomotorik von Außen-, Mittel- und Innenzapfen der Guppynetzhaut in quantengleichen Spektrallichtern während der Hell- und Dunkeladaptation untersucht, um ihre spektrale Empfindlichkeit zu prüfen.

2. Die Helladaptation wurde in Violett- und Rotlicht geprüft: Sie verläuft sehr schnell, die drei Zapfentypen haben nach 5 min Belichtung die Hellstellung nahezu erreicht und verändern ihren Abstand von der Membrana limitans externa nach 15 min nur noch geringfügig. Deshalb wurde die Hellstellung nach 30 bzw. 60 min Belichtung bei zwei Intensitäten für verschiedene Spektrallichter gemessen.

3. Die Hellstellung ist abhängig von der Wellenlänge, von der Intensität des Lichtes und von der Retinaregion. Sie ist für alle Zapfentypen weitgehend gleichartig; eine Ausnahme bilden jedoch die Außenzapfen im Grünbereich. Diese Ausnahme und regionale Unterschiede wurden durch die Annahme eines Helligkeitsabfalls von der dorsalen zur ventralen Retina gedeutet.

4. Die Wanderung in die Dunkelstellung verläuft wesentlich langsamer; ihre Messung erfolgte nach einstündiger Belichtung mit verschiedenen Spektrallichtern.

5. Die Zapfen strecken sich entweder kontinuierlich, oder sie unterbrechen die Wanderung durch Ruhepausen. Die zeitliche Lage der Ruhephasen ist abhängig von der Farbe der Vorbelichtung; die nach 90 min insgesamt zurückgelegte Strecke erscheint bei den drei Zapfentypen umgekehrt proportional der Absorption des Porphyrhopsins.

6. Bei der Prüfung der statistischen Verteilungen der Zapfenabstände ergaben sich Mischkollektive; es ließen sich dadurch verschiedene Zapfenpopulationen besonders in der Retinamitte erkennen. Die Populationen wandern entweder kontinuierlich, oder sie unterscheiden sich in ihrem Dehnungsgrad bei gleichbleibender zeitlicher Lage ihrer Ruhephasen.

7. Die Abhängigkeit der Ruhephasen von der Beleuchtungsstärke wurde mit Gelblicht geringerer Intensität geprüft. Bei niedriger Lichtintensität verläuft die Dunkelwanderung kontinuierlich, während sonst die farbtypischen Ruhephasen auftreten. Die Annahme eines Helligkeitsabfalls von dorsal nach ventral würde damit auch die kontinuierliche Wanderung bei höherer Beleuchtungsstärke in der ventralen und mittleren Retina erklären.

8. In histochemischen Untersuchungen zeigten hell- und dunkeladaptierte Netzhäute gleiche Reaktionen. Innerhalb der Stäbchen-Zapfenschicht, auf der Membrana limitans externa, befindet sich eine Zone mit großer Affinität zu Acridinorange.

9. Es wurde die Beziehung zwischen pH-Wert, Stoffwechselaktivität und Zapfenbewegungen diskutiert und die Dunkelwanderung als Abbild von Regenerationsprozessen gedeutet. Es ergab sich kein Hinweis für Zapfentypen mit generell verschiedener spektraler Empfindlichkeit.

9. Literaturverzeichnis

ARDEN, G. B. — Light-sensitive pigment in the visual cells of frog
J. Physiol. 123, 377 - 385, 1954

BABURINA, E. A. — Die Entwicklung der Netzhaut bei Hemiculter leucisculus (Basilewski)
Dokl. Akad. Nauk SSSR LXXIV, Nr. 2, 362 - 372, 1950 (russ.)

Auge und Netzhaut des Kaspischen Herings
Dokl. Akad. Nauk SSSR 100, Nr. 6, 1167 - 1170, 1955a (russ.)

Der Bau des Auges und der Netzhaut bei Coregonus albula kiletz
Dokl. Akad. Nauk SSSR 102, Nr. 3 625 - 628, 1955b (russ.)

Die Entwicklung und die Funktion des Auges bei lithophilen Karpfen
A. N. SSSR 33, 111 - 149, 1961 (russ.)

BIRNBACHER, A. — Über eine Farbenreaktion der belichteten und der unbelichteten Netzhaut
v. Graefes Arch. 40, 1894

BOGENSCHÜTZ, H. — Vergleichende Untersuchungen über die optische Komponente der Gleichgewichtshaltung bei Fischen
Z. vergl. Physiol. 44, 626 - 655, 1961

CORNING, H. K. — Entwicklungsgeschichte des Menschen
München 1921

DARTNALL, H. J. A. — Visual pigment 467, a photosensitive pigment present in tench retinae
J. Physiol. 116, 257 - 289, 1952

Visual pigments of the bleak (Alburnus lucidus)
J. Physiol. 128, 131 - 156, 1955

DAEVES, K. (Hrsg.) Rationalisierung durch Großzahlforschung, Düsseldorf 1952

DAEVES, K. u. A. BECKEL
Großzahlmethodik und Häufigkeitsanalyse
Verlag Chemie, Weinheim/Bergstraße
2. Aufl. 1958

DODT, E. Die Grundvoraussetzungen der Duplizitätstheorie
Naturw. 49, 530 - 533, 1962

ENGSTRÖM, K. Cone types and cone arrangement in the retina of some Cyprinids
Acta Zool. (Stockh.) XLI, 278 - 295, 1960

Cone types and cone arrangement in the retina of some Gadids
Acta Zool. (Stockh.) XLII, 227 - 243, 1961

Structure, organization and ultrastructure of the visuall cells in the teleost family Labridae
Acta Zool. (Stockh.) XLIV, 1 - 41, 1963a

Cone typ and cone arrangement in teleost retinae
Acta Zool. (Stockh.) XLIV, 179-243, 1963b

ENGSTRÖM, K. u. I. B. AHLBERT
Cone types and cone arrangement in the retina of some "Flatfishes"
Acta Zool. (Stockh.), XLIV, 119-130, 1963

GARTEN, S. Die Veränderung der Netzhaut durch Licht
Gräfe-Saemisch Hdb. d. ges. Augenheilk. 3, 12, 1907

GRAUMANN, W. u. K. H. NEUMANN (Hrsg)
Handbuch der Histochemie Bd. VII,
Stuttgart 1962

HONJO, J. Die Wirkung monochromatischen Lichtes auf die motorischen Elemente der Knochenfischnetzhaut
Z. vergl. Physiol. 22, 292 - 297, 1935

KARLI, P. Une methode de coloration histochimique du pourje rtinen
Ann. d. Histochim. 2, 34 - 40, 1957

KOBAKOWA, J. M. Änderung des Netzhaut-pH des Froschauges
Physiol. Z. UdSSR 32, 385, 1946 (russ.)

KRIES, G. v. Über den Einfluß von Licht- und Farbempfindung und über die Funktion der Stäbchen
Ber. Naturf. Ges. Z. Freiburg/Br. 9, H. 2 1894

LANG, H. J. Eine lichtmikroskopische Untersuchung der Guppynetzhaut
Zeiss - Mitteilungen 3, 415 - 438, 1965

LOEVENICH, H. K. Die Steuerung der Zapfen- und Stäbchenbewegungen in der Froschnetzhaut
Pflügers Arch. 246, 539 - 559, 1948

LYALL, A. H. Occurence of triple and quadruple cones in the retina of the minnow (Phoxinus laevis)
Nature (Lond.) 177, 1086 - 1087, 1956

The growth of the trout retina
Quart. J. micr. Sci. 98, 189 - 201, 1957

MACHER, E. Die Verteilung der Phosphatase in der Froschretina bei verschiedenen Belichtungen
Anat. Anz. Erg. Bd. 97, 120 - 123, 1951

MOORE, G. A., H. R. POLLOCK u. D. LINA
The visual cells of Ericymba buccata (Cope)
J. comp. Neur. 93, 289 - 295, 1950

MÜLLER, H. Bau und Wachstum der Netzhaut des Guppy (Lebistes reticulatus P.)
Zool. Jb. (Physiologie) 63, 153-324, 1952

Die Dunkeladaptation beim Guppy (Lebistes reticulatus P.)
Z. vergl. Physiol. 37, 1 - 18, 1954

NOVER, H. L. Über die Bedingtheit der retinalen Bewegungen bei Fröschen und Fischen
Pflügers Arch. 242, 665 - 684, 1939

PISCHINGER, K. Die Lage des isoelektrischen Punktes histologischer Elemente als Ursache ihrer verschiedenen Färbbarkeit
Z. Zellf. 3, 169 - 197, 1926

PUFF, A. Über funktionelle Kernschwellungen an den Sinneszellen der Froschretina
Gegenbauers morphol. Jb. 92, 1, 1952

Das zeitliche Auftreten der Kernschwellungen bei der Helladaptation der Froschnetzhaut
ebenda, 93, 14 - 21, 1953

Neue morphologische Befunde in der Netzhaut zur Bestätigung der Duplizitätstheorie
Verh. anat. Ges., Erg. Bd. z. Bd. 97 d. Anat. Anz. 124 - 126, 1951

Kernschwellungen in der Netzhaut des Frosches bei energie- und quantengleichen Lichtern
ebenda, Bd. 100, 123 - 128, 1954

RICHTERICH, R. Der histochemische Nachweis der alkalischen Phosphatase
Acta anat. 15, 243 - 259, 1952

ROHEN, J. u. MRODZCINSKY
Kernvergrößerungen in der Netzhaut nach Belichtung
Bücherei des Augenarztes 23 (Beih. d. klin. Mbl. Augenheilkde.) 36 - 44, 1955

SCHÜMMELFEDER, N. u. R. F. STOCK
Die Bestimmung des isoelektrischen Punktes (IEP) von Gewebselementen mit dem Fluorochrom Acridinorange
Z. Zellf. 44, 327 - 338, 1956

SICKEL, W.
Stoffwechsel und Funktion der isolierten Netzhaut
Neurophysiologie und Psychophysik des visuellen Systems; Symposion Freiburg/Br. Springer Verlag; Berlin, Göttingen, Heidelberg, 1961, S. 80 - 94

SPERRY, R. W.
Visuomotor coordination in the newt (Triturus viridescens) after regeneration of the optic nerve
J. comp. Neurol. 79, 1943

STRUGGER, S.
Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen über die Aufnahme und Speicherung des Acridinorange durch lebende und tote Pflanzenzellen
Jena. Z. Naturw. 73, 97 - 134, 1940

STUDNITZ, G. v.
Beiträge zur Adaptation der Teleosteer
Z. vergl. Physiol. 18, 317 - 338, 1933

Physiologie des Sehens
Akad. Verlagsges. Geest & Portig KG
2. Aufl. Leipzig 1952

VILTER, V.
Existence d'una double area dans la rètine du Lebistes reticulatus et signification fonctionelle des structures arèales
Compt. rend. d. Se. Soc. Biol. 142, 292 - 294, 1948

VILTER, V. Histochimie dynamique de la rètine
Ann. d. histochim. 2, 311 - 329, 1957

VRABEC, F. Sur les cônes triples de la rètine des Teleostiens
Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 19, 183 - 186 1955

WALD, C. Visual purple in system in fresh-water fishes
Nature (Lond) 139, 1017, 1937

WATISAKA, S. A note of visual cells of frog
Acta Soc. ophtal. jap. 63, 3707 - 3711, 1959, Jap. (engl. Zus.)

WIGGER, N. Versuche zur Kausalanalyse der retino-motorischen Erscheinungen
Pflügers Archiv 239, 215 - 246, 1938

WUNDER, W. Der Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes gleicher Intensität auf den Ablauf der Bewegungsvorgänge in der Teleostierre-tina
Verh. dtsch. Zool. Ges. 29, 73 - 76, 1924

Bau und Funktion von Stäbchen und Zapfen bei verschiedenen Knochenfischarten
Verh. dtsch. Zool. Ges. 30, 111 - 116,1925

Die Bedeutung des Adaptationszustandes für das Verhalten der Sehelemente und des Pigments in der Netzhaut von Knochenfischen
Z. vergl. Physiol. 3, 1 - 61, 1926

Lebenslauf

Am 31. Mai 1936 wurde ich, Hans-Ludwig Weidemann, als Sohn des Buchhändlers Walter Weidemann und seiner Ehefrau Hilde Weidemann, geb. Weller, in Waren-Müritz (Mecklenburg) geboren.

Vom Herbst 1942 bis Sommer 1949 besuchte ich die Fritz-Reuter-Schule und vom Herbst 1949 bis zur Abschlußprüfung der Grundschule im Sommer 1951 die Zentralschule in Waren.

Der Übertritt in die Richard-Wossidlo-Oberschule (naturwiss. Zweig) in Waren erfolgte im Herbst 1951. Nach dem Abitur an dieser Schule im Sommer 1955 nahm ich vom Oktober 1955 bis zur Ergänzungsprüfung im August 1956 an einem Sonderlehrgang zur Anerkennung des Reifezeugnisses der SBZ in Berlin-Spandau teil.

Seit dem Wintersemester 1956/57 bin ich in der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Georg-August-Universität in Göttingen eingeschrieben. Ich belegte die Hauptfächer: 1. Biologie, 2. Chemie und 3. Geographie. Im November 1960 legte ich vor dem Wissenschaftlichen Prüfungsamt des Landes Niedersachsen die Prüfung in Philosophie und Erziehungswissenschaften ab.
Meine wissenschaftlichen Lehrer in den Hauptfächern waren die Professoren:

Zoologie: Birukow, Bückmann, Heberer, Piepho, Schlote, Schwartzkopff und Ulrich
Botanik: Firbas, Harder, Metzner und Pirson
Chemie: Brockmann und Glemser
Geographie: Czajka, Hövermann und Mortensen

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Georg Birukow, danke ich für die Überlassung des Themas und für sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei an dieser Stelle für apparative Unterstützung gedankt.

BAMBERGER FOTODRUCK - Rudolf Rodenbusch